Überreicht vom Verfasser
CAB INTERNATIONAL
MYCOLOGICAL INSTITUTE
LIBRARY
- 7 JUL 1992
KNIEP, H.

H. KNIEP

VERERBUNGSERSCHEINUNGEN BEI PILZEN

1929

Overdruk uit:
BIBLIOGRAPHIA GENETICA V, 1929
's-Gravenhage, Martinus Nijhoff

MYCOLOGICAL BUREAU

VERERBUNGSERSCHEINUNGEN BEI PILZEN

VON

H. KNIEP

'S-GRAVENHAGE
MARTINUS NIJHOFF
1929

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/vererbumgsersche0000hkni

VERERBUNGSERSCHEINUNGEN BEI PILZEN

VON

H. KNIEP

INHALT

EINLEITUNG 372

A. CHROMOSOMALE VERERBUNG 373

I. GESCHLECHTSVERERBUNG 373
1. *Phycomycetes* 374
a. *Mucoraceae* 374
b. *Saprolegniaceae* 379
c. *Phytophthora* 382
d. *Pericystis apis* 385
2. *Ascomycetes* 385
a. *Plectascales* 386
b. *Exoascales* 387
c. *Pyrenomycetes* 388
d. *Discomycetes* 397
e. *Laboulbeniales* 398
3. *Basidiomycetes* 399
a. *Hymenomycetes* 400
b. *Ustilaginales* 428
c. *Uredinales* 434

II. VERERBUNG VEGETATIVER CHARACTERE 436
1. *Phycomycetes* 436
2. *Ascomycetes* 455
3. *Hymenomycetes* 457
4. *Ustilaginales* 461

B. PLASMATISCHE VERERBUNG 467
LITERATURVERZEICHNIS 470
INDEX 475

EINLEITUNG

Schon vor vielen Jahren hat PFEFFER nachdrücklich darauf hingewiesen, dass gerade die niederen Organismen für Vererbungsstudien besonders geeignet sein müssten. Massgebend hierfür war PFEFFER deren Schnellebigkeit, die es erlaubt, in einer ungleich viel kürzeren Zeit eine lange Reihe von Generationen zu beobachten als das bei höheren Pflanzen möglich ist. Diesem Gesichtspunkt reihen sich heute für die Pilze mehrere andere an. Die Vervollkommnung der Kulturmethoden hat dazu geführt, dass die Entwicklung einer grossen Zahl von Pilzen in vitro, frei von anderen Organismen und unabhängig von der Jahreszeit beobachtet werden kann. Experiment und zytologische Forschung haben uns über die geschlechtliche Fortpflanzung weitgehend Aufklärung gebracht, und bei einer ganzen Reihe von Formen ist es gelungen, die Bedingungen, unter denen sie auftritt, zu ermitteln. Wir wissen, dass im vegetativen Zustand der meisten Pilze nur haploide Kerne vorhanden sind und der Karyogamie unmittelbar die Reduktionsteilungen folgen. Die Haplophase ist also bei den Pilzen zum Unterscheid von den Blütenpflanzen ausserordentlich viel leichter fassbar; da Heterozygotie in vielen Fällen nachgewiesen und experimentell erzielbar ist, so ist damit zugleich ein Weg gegeben, die Aufspaltung der Gene, die man bei den Phanerogamen aus dem Zahlenverhältnis der in der Nachkommenschaft einer Kreuzung auftretenden diploiden Genotypen erschliessen muss, unmittelbar zu beweisen. Zwar scheint die Neigung zur Bastardbildung in den einzelnen Pilzgruppen verschieden stark ausgeprägt zu sein; aber sie ist in vielen vorhanden und wird sich bei weiteren Untersuchungen gewiss noch in viel weiterem Umfange nachweisen lassen als das bisher geschehen ist. So kommen verschiedene Umstände zusammen, die die Pilze zu günstigen Objekten für genetische Untersuchungen machen. Dass sie hierzu erst in recht beschränktem Umfange herangezogen worden sind, hat vornehmlich äussere Gründe, denen wir hier nicht nachgehen wollen.

Auf die umfangreiche Literatur über Variabilität bei Pilzen (das hierüber bis 1910 Erschienene ist bei H. PRINGSHEIM zusammengestellt) kann hier nur insoweit eingegangen werden, als es sich um im Genotypus ausgeprägte und durch die Zygote auf die Nachkommenschaft übertragbare Charaktere handelt. Für zahlreiche als Mutationen betriebene Varianten fehlt bislang dieser Nachweis [1]) [vgl. die Arbeiten von SCHIEMANN (1912), HAENICKE (1916), BLAKESLEE (1920), BURGER (1921), STEVENS (1922), BLOCHWITZ (1923), F. CHODAT (1926), CHRISTENSEN und STAKMAN (1926) u. a.], womit indessen nicht gesagt werden soll, dass diese Erscheinungen als vorübergehende oder Dauermodifikationen gedeutet werden müssten. Bei den in Reinkulturen sektoriell auftretenden Myzelvarianten, die sich nach Isolierung in Ueberimpfungen konstant halten, liegen sicher sehr häufig (wenn nicht immer) sprunghaft entstandene Abänderungen des Genotypus vor, ebenso wohl in anderen Fällen, z.B. bei den abweichenden Sporidienformen, die BAUCH (1925) bei *Ustilago bromivora*, V. GOLDSCHMIDT (1928) bei *Ustilago violacea* beobachtet haben. Da wir hier aber nur diejenigen Vererbungserscheinungen, bei denen eine Uebertragung von Charakteren (Anlagen) auf sexuellem Wege nachgewiesen ist, besprechen wollen, so müssen wir von der Erörterung all dieser Fälle absehen.

Was die Einteilung des Folgenden betrifft, so sollen zunächst diejenigen Vorgänge behandelt werden, bei denen es sich um im Kern lokalisierte Gene handelt, die bei der Reduktionsteilung in bekannter Weise auf die haploiden Kerne verteilt werden. (Chromosomale Vererbung). Unter ihnen stellen wir die Erscheinungen über Geschlechtsvererbung voran, da auf diesem Gebiete die meisten genetischen Arbeiten vorliegen. Daran anschliessend sollen die Tatsachen besprochen werden, die sich nicht auf mendelistischer Basis erklären lassen und für plasmatische Uebertragung sprechen.

A. CHROMOSOMALE VERERBUNG

I. Geschlechtsvererbung

Wir beginnen mit der Pilzgruppe, bei der zuerst genotypische Getrenntgeschlechtigkeit bei isogamem Kopulationsverlauf nachgewiesen worden ist. (BLAKESLEE 1904).

[1]) Worauf u. a. besonders BRIERLEY (1920) mit Nachdruck hingewiesen hat.

1. *Phycomycetes*

a. Mucoraceae

Aus BLAKESLEE's Untersuchungen über das geschlechtliche Verhalten der Myzelien, die aus isolierten Sporen der Keimsporangien [1]) von *Phycomyces* gewonnen waren, geht bereits klar hervor, dass der (+) und (—) Charakter erblich ist und auf mendelnden Genen beruht, wenn auch BLAKESLEE damals (1904, 1906) diese Konsequenz noch nicht gezogen hat. Erst BURGEFF (1912, 1914, 1915, 1924, 1928) hat die genetische Seite der Erscheinung eingehend studiert und erörtert. Alle bisherigen Ergebnisse stehen mit der Annahme in Einklang, dass der (+) und (—) Charakter e i n e m Allelomorphenpaar entspricht, das in der üblichen Formulierung als Aa bezeichnet werden möge.

Indem wir zunächst *Phycomyces blakesleeanus* BURGEFF [2]) als die am eingehendsten untersuchte Mucoracee betrachten, wollen wir über deren Entwicklungsgang kurz einige Daten vorausschicken. Die Myzelien sind Haplonten. Kulturen aus einzelnen Sporangiosporen sind (von später zu besprechenden Ausnahmen abgesehen) entweder (+) oder (—) Myzelien und bewahren diesen Charakter fest in der durch vegetative Vermehrung (Myzelabstich oder Sporenaussaat) gewonnenen Nachkommenschaft. Impft man auf eine Malzagarplatte in einiger Entfernung voneinander ein (+) und ein (—) Myzel, so treten in der Berührungslinie der strahlig auswachsenden Hyphen Zygoten auf. Es kopulieren vielkernige Gametangien (Zönogameten). Die Zygote (Zönozygote) ist ebenfalls vielkernig. Nach der Zygotenbildung findet Karyogamie statt, der die Reduktionsteilung folgt. Wahrscheinlich tritt diese erst bei der Keimung ein, die nach einer längeren Ruhepause stattfindet. Sie besteht gewöhnlich in der Bildung eines Sporangienträgers, der das Keimsporangium erzeugt. Die Ursporen enthalten zum Unterschied von den Sporangiosporen vegetativer Mycelien in der Regel nur einen, und zwar haploiden Kern.

---

[1]) Keimsporangium ist das Sporangium, das auf dem aus der keimenden Zygote hervorgehenden Sporangienträger entsteht. Die Sporen des Keimsporangiums werden auch U r s p o r e n genannt.

[2]) Der Pilz ging früher unter der Bezeichnung *Phycomyces nitens* KUNZE. BURGEFF hat aber gezeigt, dass der ursprüngliche *Phyc. nitens* ein anderer Pilz ist als der, mit dem BLAKESLEE und seine Nachfolger gearbeitet haben.

Neuerdings hat BURGEFF (1928) auf experimentellem Wege sehr wahrscheinlich gemacht, dass sämtliche haploiden Kerne der Ursporen, die von einer Zygote herrühren, die Abkömmlinge eines diploiden Zygotenkerns sein müssen. Er verfügte über mehrere erbliche Varianten des *Phycomyces* und gewann durch Kreuzung Zygoten, die in 3 Anlagenpaaren heterozygot waren. In der Nachkommenschaft solcher Zygoten traten nie mehr als 4 Genotypen auf. (Näheres hierüber S. 444). Würden mehrere diploide Zygotenkerne zur Reduktionsteilung schreiten, und würden dann deren haploide Abkömmlinge sich zufallsmässig auf die Ursporen verteilen, so wären in der Nachkommenschaft einer Zygote 8 Genotypen zu erwarten, was aber nie beobachtet wurde [1]). Die gefundene Vierzahl zeigt ausserdem, dass die Reduktion nicht durch den ersten Teilungsschritt bewirkt werden kann. Doch soll davon erst später (S. 444ff) die Rede sein.

Wenn nun, was ausser Zweifel steht, mit der Reduktion der Chromosomenzahl die Trennung der Geschlechter vollzogen wird, so wird man vielleicht erwarten, dass das Zahlenverhältnis der (+) und (—) Myzelien in der Nachkommenschaft einer Zygote gleich 1 : 1 ist. Tatsächlich trifft das nun, wie wir gleich sehen werden, nur in seltenen Fällen zu. Es mag daher gleich hier daran erinnert werden, dass für das Zustandekommen dieses Zahlenverhältnisses ganz bestimmte Voraussetzungen erfüllt sein müssen. Die haploiden Kerne der Ursporen sind nicht die unmittelbaren Produkte der Reduktionsteilung, sondern Descendenten von diesen. Da die Zahl der Ursporen eine sehr grosse ist [nach BLAKESLEE (1906, 19) 70 000—80 000], müssen zwischen der Reduktionsteilung und der Sporenbildung sehr viele Kernteilungen (Aequationsteilungen) liegen. Nehmen wir einmal an, die Reduktionsteilung verliefe ohne Störung und es seien zunächst als Abkömmlinge des diploiden Zygotenkerns zwei (+) und zwei (—) Kerne vorhanden, so wäre eine erste Voraussetzung für das Zustandekommen des Zahlenverhältnisses 1 : 1 die, dass diese 4 Kerne erhalten bleiben und sich gleich schnell teilen. Auch die Descendenten die-

---

[1]) Geben wir der Zygote die Erbformel Aa Bb Cc, so würden sich folgende 8 Haplonten ergeben:

ABC	abc
ABc	abC
Abc	aBC
AbC	aBc

ser Kerne müssten gleichmässig erhalten bleiben und sich gleichmässig auf die Ursporen verteilen. Schliesslich wäre zu fordern, dass die genotypische Verschiedenheit der Kerne keine Unterschiede in der Keimfähigkeit der Ursporen nach sich zieht.

Ein Teil dieser Forderungen dürfte erfüllt sein, andere dagegen nicht oder jedenfalls nicht immer. So spricht manches dafür, dass gelegentlich schon in frühen Stadien, vielleicht gleich nach der Reduktionsteilung, haploide Kerne zu Grunde gehen, und dass die Vermehrungsgeschwindigkeit der (+) und (—) Kerne verschieden gross sein kann. Der (+) und (—) Charakter selbst ist hierfür offenbar nicht unmittelbar verantwortlich; sonst müssten ja die Abweichungen von dem „mechanischen" Zahlenverhältnis 1 :1 eine gewisse Regelmässigkeit zeigen. Die ermittelten Tatsachen sprechen vielmehr dafür, dass sekundäre Momente das Massgebende sind, da die Abkömmlinge der einzelnen Zygoten sich sehr verschieden verhalten können.

Blakeslee (1906) hat jeweils einen Teil der aus Ursporen eines Keimsporangiums hervorgegangenen Myzelien auf ihr Geschlecht geprüft und in 7 unter 10 Fällen beiderlei Geschlechter (in verschiedenen Zahlenverhältnissen, die aber wegen der Kleinheit der Zahlen keine Schlüsse zulassen) gefunden, in den 3 übrigen Fällen nur das (—) Geschlecht. In einem dieser 3 Fälle handelt sich um 107 Myzelien die alle (—) Myzelien waren. In viel grösserem Umfange hat Burgeff (1915 und 1928) solche Analysen durchgeführt. Die Zahl der von ihm untersuchten Myzelien beträgt mehrerer Tausend. Neben Zygoten, in deren Nachkommenschaft Myzelien beiderlei Geschlechts oder nur (—) Myzelien auftraten, wurden auch eine ganze Reihe gefunden, deren Ursporen (soweit geprüft) alle (+) Charakter hatten.

Eine weitere Komplikation ist die, dass aus Ursporen auch n e u t r a l e Myzelien — wenn auch in verhältnissmässig beschränkter Zahl — hervorgehen können. Wir wissen durch die Untersuchungen Burgeff's (1912, 1914), dass die neutralen Myzelien heterokaryotisch, also Miktohaplonten [1]) sind. Sie enthalten (+) und (—) Kerne, neigen wenig zur Sporangienbildung und bilden in sich keine Zygoten [2]) son-

[1]) Ein M i k t o h a p l o n t ist (im Gegensatz zu einem Isohaplonten) ein Haplont, der genotypisch verschiedene haploide Kerne enthält.

[2]) Nur in seltenen Fällen wurden Zygoten beobachtet. Es ist anzunehmen, dass dann im Myzel eine Trennung von (+) und (—) Kernen und Verteilung derselben

dern jene eigentümlichen radiären Gebilde, die BLAKESLEE Pseudophoren genannt hat. Die wahrscheinlichste Annahme für ihr Zustandekommen ist wohl die, dass in die Ursporen ausnahmsweise 2 oder mehr Kerne gelangen, die verschiedenen Geschlechtes sind.

Trotz all dieser Abweichungen kann nicht daran gezweifelt werden, dass bei *Phycomyces* genotypische Geschlechtsbedingtheit vorliegt und die Trennung der Geschlechter in normaler Weise durch die Reduktionsteilung vollzogen wird.

Die hochgradige Konstanz der eingeschlechtigen Myzelien anderer diözischer Mucoraceen lässt darauf schliessen, dass bei ihnen im Prinzip das gleiche Verhalten anzunehmen ist [1]), obwohl Untersuchungen darüber kaum vorliegen. Auch das scheinbar ganz andere Verhalten des *Mucor Mucedo*, ausser *Phycomyces* der einzigen diözischen Mucoracee, bei der das Geschlecht der Ursporen geprüft worden ist (BLAKESLEE 1906), lässt sich m. E. diesem Schema einfügen. Es zeigte sich, dass die von einer Zygote herrührenden Ursporen immer gleichgeschlechtig sind, also entweder alle (+) oder alle (—). Wir hatten gesehen, dass das auch bei *Phycomyces* vorkommt, wenn auch keineswegs als Regel. Bei *Mucor Mucedo* ist diese Erscheinung also zum Extrem gesteigert. Nachdem wir wissen, dass in der Zygote bezw. im Zygotenkeimling von *Phycomyces* wahrscheinlich nur ein diploider Kern reduziert wird, möchte ich vorläufig die Annahme machen, dass das bei *Mucor Mucedo* ebenso ist, und dass hier regelmässig (und nicht nur, wie vielleicht bei *Phycomyces*, gelegentlich) drei der Tetradenkerne eliminiert werden. Der übrigbleibende Kern wäre dann der Ausgangskern aller Kerne der Ursporen. Für diese Erscheinung gibt es ja auch bei anderen Pflanzengruppen zahlreiche Analoga: Zygnemaceen, Diatomeen (*Surirella, Cocconeis, Rhoicosphe-*

---

auf besondere Hyphen stattgefunden hat. Die (mehrkernigen) Sporen aus Sporangien der neutralen Myzelien ergeben in der Mehrzahl der Fälle wieder neutrale Myzelien. Begreiflicherweise kommt es aber auch vor, dass in eine Spore nur Kerne eines Geschlechtes gelangen, sodass dann reine (+) oder (—) Myzelien isoliert werden können.

[1]) Selbst wenn in seltenen Fällen Geschlechtsumschläge in isolierten Myzelien auftreten würden, so würde dadurch an der obigen Auffassung nichts geändert. Ueber solche Aenderungen der geschlechtlichen Tendenz berichten NAMYSLOWSKI (1906), LENDNER (1908), MC. CORMICK (1911). BLAKESLEE, der über die grössten Kulturerfahrungen verfügt, hat nie etwas derartiges beobachtet und zieht deshalb diese Angaben in Zweifel (1907, 1921). Vgl. darüber KNIEP 1928, 325.

nia), Volvocales (*Pandorina, Eudorina*), Fucaceen (*Cystoseira, Halidrys, Himanthalia, Sargassum* u. v. a.), Florideen (*Scinaia,*) Hydropterides (Makrosporenbildung), Phanerogamen (Makrosporenbildung).

In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben über sog. sekundäre Geschlechtscharaktere bei diözischen Mucorineen. Unter gleichen Kulturbedingungen hat man gefunden, dass (+) und (—) Myzelien sich verschieden verhalten, sei es, dass sie sich in der Wachstumsweise des Myzels, der Wuchsform der Sporangienträger oder in der Reaktion gegen Gifte, der Fähigkeit zur Karotinbildung o. a. Eigenschaften unterscheiden. Die Bezeichnung solcher Unterschiede als sekundäre Geschlechtscharaktere ist nur dann berechtigt, wenn entweder der unmittelbare Beweis dafür erbracht ist, dass sie beim Durchgang durch die Zygote mit dem jeweiligen Geschlecht verkettet bleiben, oder wenn sich zeigt, dass in einem umfangreichen Material verschiedener Herkunft (aus zahlreichen Zygoten) stets die gleiche Geschlechtsgebundenheit bestimmter Merkmale auftritt. Diesen Forderungen entsprechen weder die Arbeiten von KORPATSCHEWSKA (1909), DUNN (1921), u. a., noch die eingehenden, in anderer Beziehung wertvollen Untersuchungen von SCHOPFER (1928). BURGEFF (1915) hat bereits gezeigt, dass vieles, was man als sekundäre Geschlechtscharaktere anzusehen geneigt war, unabhängig vom Geschlecht vererbt wird. Dagegen haben sich in ORBAN's (1919) Versuchen mit *Phycomyces* die geringere Keimgeschwindigkeit der (—) Sporen, die verschiedene Wachstumsintensität der Sporangien u. a. als geschlechtsgebunden erwiesen. SATINA und BLAKESLEE (1925, 1926, 1927) fanden bei sehr zahlreichen diözischen Mucorineen ein höheres Reduktionsvermögen der Extrakte von (+) Myzelien.

Was die monözischen (homothallischen) Mucoraceen (einige *Absidia-* und *Mucor*-Arten, *Sporodinia, Spinellus, Zygorrhynchus* u. a.) anlangt, die in der Minderzahl sind, so sind deren Myzelien aller Wahrscheinlichkeit nach bezüglich des Geschlechts Isohaplonten, haben also genotypisch einheitliche, und zwar gemischtgeschlechtige Kerne und dürfen nicht mit den neutralen Myzelien des *Phycomyces* auf eine Stufe gestellt werden. Ueber Zygotenkeimungen berichtet BLAKESLEE (1906). Er hat von *Sporodinia grandis* und dem monözischen *Mucor I* Ursporen isoliert und festgestellt, dass die daraus hervorgegangenen Myzelien Zygoten bilden. In Ermanglung zytolo-

gischer Untersuchungen lassen sich daraus aber keine sicheren Schlüsse ziehen; wir wissen nicht, ob diese Ursporen ein- oder mehrkernig sind. Aus einzelnen Sporangiosporen erhält man bei *Sporodinia* ebenfalls zygotenbildende Myzelien, doch beweist auch dieser Versuch nichts, da die Sporangiosporen mehrkernig sind (HARPER 1899), also genotypisch verschiedene Kerne enthalten könnten. *Zygorrhynchus* dagegen hat nach MOREAU (1913) einkernige Sporen. Wenn wir daher hier innerhalb eines Haplomyzels Zygotenbildung beobachten, so kann die Geschlechtsdifferenzierung (die hier auch morphologisch in der verschiedenen Gestaltung der Gametangien ihren Ausdruck findet) nur ein Entfaltungsvorgang auf rein phaenotypischer Basis sein, denn sämtliche Kerne eines Haplomyzels gehen auf den haploiden Kern einer Spore zurück [1]). Es liegt also das gleiche Verhalten vor, wie es z.B. für haplomonözische Saprolegniaceen (*Saprolegnia monoica*, PRGSH., *S. mixta* DE BARY, *Achlya prolifera* (NEES) DE BARY, *A. racemosa* HILDEBR., *Aphanomyces laevis* DE BARY u. a.), Ascomyceten (*Pyronema confluens* PERS.) TUL., *Ascobolus vinosus* BERK., *Mycosphaerella pinodes* STONE, *Diaporthe perniciosa* MARCH., *Valsa leucostoma* (PERS.) FR. u. v. a.), Basidiomyceten (*Coprinus sterquilinus* FR., *Hypochnus terrestris* KNIEP, *Sphaerobolus stellatus* TODE u. a.), Volvocales (*Stephanosphaera pluvialis* COHN, *Chlamydobotrys gracilis* KORSCH.), *Siphonales* (*Vaucheria hamata* [VAUCH] LYNGB., Cutleriales (*Zanardinia collaris* CR.), Dictyotales (*Padina Pavonia* LAMX.) bekannt ist.

b. Saprolegniaceae

Zum Unterschied von den Mucoraceen sind die meisten Saprolegniaceen haplomonözisch. Die haploide, einkernige Zoospore erzeugt also in der Regel ein Myzel, das Oogonien und Antheridien ausbilden kann; sie enthält die Anlagen für beide Geschlechter, die in ein- und demselben Haplomyzel entfaltbar sind. Der einzige Vertreter der Gruppe, bei dem einigermassen sicher auf genotypische Geschlechtertrennung geschlossen werden kann, ist *Dictyuchus monosporus* LEITG. COUCH (1926) fand, dass isolierte Myzelien keine Geschlechtsorgane bil-

[1]) Es bedarf hierzu nicht der strengen Isolierung der Einspormyzelien, da bei *Zygorrhynchus* (wie auch bei den meisten anderen Mucoraceen) vegetative Anastomosen, durch die ein Zusammenkommen verschiedener Kerne bewirkt werden könnte, m.W. nicht vorkommen.

den. Wie bei den Mucoraceen entstehen die Geschlechtsorgane auch hier nicht spontan sondern es bedarf hierzu der gegenseitigen Einwirkung geschlechtsverschiedener (morphologisch in den vegetativen Merkmalen übereinstimmender) Myzelien, über deren Natur wir bisher nichts wissen. Die genotypischen Verschiedenheit der *Dictyuchus*-Myzelien wäre sichergestellt, wenn es gelingen würde eindeutige Spaltungserscheinungen nachzuweisen. Wir dürfen annehmen, dass bei den Saprolegniaceen die Reduktionsteilung in der Zygote oder dem Zygotenkeimling erfolgt. Dieser Zygotenkeimling müsste also ursprünglich männlich und weiblich determinierte Kerne enthalten. Durch die Zoosporenbildung wäre ein Mittel gegeben, die miktohaplontische Beschaffenheit dieses Keimlings aufzulösen und eingeschlechtige Haplomyzelien zu isolieren. COUCH's Versuche in dieser Richtung haben noch kein nach allen Seiten klares Bild ergeben. Die Keimmyzelien, die COUCH aus Zygoten gewann, konnten auf Nähragar gut zum vegetativen Wachstum gebracht werden. Sie wurden mit bekannten ♀ und ♂ Teststämmen kombiniert und zeigten dabei verschiedenes Verhalten. Entweder reagierten sie wie eingeschlechtige Myzelien, einige bildeten also in Kombination mit einem ♀ Teststamm Antheridien, andere mit einem ♂ Teststamm Oogonien, oder sie reagierten mit b e i d e n Teststämmen. Im letzteren Falle darf geschlossen werden, dass die Keimmyzelien in sich Kerne beiderlei Geschlechts vereinigten. (Miktohaplontische oder Mischmyzelien). Die obige Voraussetzung wäre hier also erfüllt. Wie aber kommt es, dass das nicht immer so ist? Wir dürfen wohl annehmen, dass die Vermehrung und Verteilung der Kerne nicht immer gleichmässig verläuft. Hierfür spricht folgender Befund von COUCH; er stellte bei einem Keimmyzel lokal verschiedene Reaktionsweise fest: ein Teil reagierte als Mischmyzel, ein anderer verhielt sich wie ein rein männliches Myzel. Wenn ein Keimmyzel anscheinend in toto im Sinne e i n e s Geschlechts reagiert, so wird man an frühzeitige Elimination oder Zurückdrängung einer Kernsorte denken. Elimination wird vorliegen, wenn die Eingeschlechtigkeit konstant bleibt. Die Erfahrungen hierüber sind noch zu gering und gestatten kein abschliessendes Urteil. Auch die Versuche, die COUCH mit Einspormyzelien (gewonnen von Zoosporen, die aus Zoosporangien der Keimmyzelien stammen) gemacht hat, lassen sich noch nicht sicher deuten. Es handelt sich um folgende drei Versuchsserien:

I. 3 Zoosporen eines Zoosporangiums wurden isoliert. Die daraus hervorgegangenen Myzelien erwiesen sich bei der Prüfung gegenüber Teststämmen alle als männlich.

II. Von einem anderen Zoosporangium wurden 11 Sporen bezw. Einspormyzelien isoliert. Fünf davon zeigten das Verhalten männlicher Myzelien (reagierten also mit ♀ Teststämmen), eines das eines weiblichen Myzels, 4 waren Mischmyzelien (reagierten mit beiden Teststämmen), eines reagierte mit keinem der Teststämme.

III. 15 aus einem Zoosporangium stammende Einspormyzelien verhielten sich bei der Prüfung kurz nach der Isolierung folgendermassen:

1) 5 reagierten mit dem ♂ Teststamm
2) 9 reagierten mit dem ♀ und ♂ Teststamm
3) 1 reagierte mit keinen Teststamm.

Nach etwa 6 Wochen wurden die inzwischen auf Maismehlagar kultivierten Myzelien nochmals geprüft.

Von den 5 Myzelien sub 1) hatten 3 ihren weiblichen Charakter bewahrt, die 2 anderen verhielten sich jetzt wie Mischmyzelien.

Von den 9 Myzelien sub 2) hatten 7 ihren Charakter als Mischmyzelien bewahrt, 2 erwiesen sich jetzt als ♂.

Das indifferente Myzel sub 3) reagierte jetzt mit dem ♀ und ♂ Teststamm, zeigte also den Charakter eines Mischmyzels.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass auch bei Einspormyzelien der Geschlechtscharakter sich mit der Zeit ändern kann. Es können sowohl Mischmyzelien in eingeschlechtig reagierende Myzelien umschlagen wie auch umgekehrt. Nimmt man Trennung der Geschlechter durch die Reduktionsteilung und von Anfang an strenge geschlechtliche Determinierung der haploiden Kerne an, so liessen sich diese Ergebnisse mit der zytologisch noch zu prüfenden Annahme deuten, dass die Sporen — wenigstens teilweise — mehr als einen Kern enthalten und in den Einspormyzelien „Kernentmischungen" bezw. völliges Zurückdrängen einer Kernsorte eintritt. Der Uebergang eines Mischmyzels in ein eingeschlechtig reagierendes ist so freilich leichter zu verstehen als das umgekehrte. Aber wir dürfen wohl annehmen, dass ein Myzel schon dann wie ein eingeschlechtiges reagiert, wenn die eine Kernsorte der Zahl nach stark überwiegt [1]). Es

[1]) Die Reaktion der Mischmyzelien spricht für starke Schwankungen im Zahlenverhältnis der ♀ und ♂ Kerne. Sie reagieren teils stärker mit ♀, teils stärker

ist dann nicht allzuschwer vorstellbar, dass die der Zahl nach geringere Kernsorte durch irgend welche Umstände wieder die Oberhand gewinnen kann.

Wir wollen aber nicht vergessen, dass diese Betrachtungen vorläufig nur einen rein hypothetischen Charakter haben. Sie stehen und fallen mit dem Nachweis mehr- oder nur einkerniger Sporen. Sollten die Sporen (wie das bei den bisher daraufhin geprüften Saprolegniaceen die Regel ist) alle einkernig sein, so würde aus den Ergebnissen COUCH's indessen noch nicht unbedingt ein Beweis gegen die genotypische Geschlechtertrennung zu schöpfen sein. Die aus der Natur isolierten Myzelien erwiesen sich ja durchgehends als konstant eingeschlechtig. Eine ähnlich erweiterte Reaktionsweise, wie sie hier bei jungen Myzelien beobachtet wurde, kommt aber auch anderwärts vor. Wir werden später in den sog. Durchbrechungskopulationen bei *Coprinus picaceus* (BULL.) FR. etwas Analoges kennenlernen. Hier handelt es sich um einen Pilz, dessen Einspormyzelien sicher Isohaplonten sind (die Kerne gehen zurück auf e i n e n der 4 haploiden Basidienkerne), und bei dem an genotypischer Geschlechtertrennung nicht zu zweifeln ist.

c. Phytophthora

Für *Phytophthora Faberi* MAUBL. (und vielleicht auch andere, sicher aber nicht alle Arten der Gattung) ist genotypische Geschlechtsbedingtheit wahrscheinlich. Zwar ist eine Aufspaltung der Geschlechter durch Reduktionsteilung bisher nicht bewiesen, auch fehlt noch der exakte Nachweis, dass Antheridien und Oogonien wirklich von verschiedenen Myzelien erzeugt werden. Die Tatsache aber, dass isolierte Myzelien niemals Zygoten bilden, während in ganz bestimmten Kombinationen unter geeigneten Kulturbedingungen regelmässig Zygoten auftreten, spricht zu Gunsten strenger Diözie (Heterothallie).

In der Natur sind noch niemals Zygoten von *Ph. Faberi* gefunden worden. Dies hat eine eigenartige Bewandtnis. Der Pilz kommt auf zahlreichen Wirtspflanzen vor. Er ist isoliert worden von *Theobroma*

---

mit ♂ Teststämmen. Indifferent („neutral") sind die Myzelien vielleicht dann, wenn beide Kernsorten der Zahl und Verteilung nach annähernd gleich sind; der Uebergang von neutralem Myzel in Mischmyzel beruht vielleicht auch nur auf einer Aenderung dieses Verhältnisses.

Cacao, Cocos nucifera, Hevea brasiliensis, Gossypium, Carica Papaya, Artocarpus, Dendrobium Maccarthiae, Odontadenia speciosa u. v. a. Kombinationsversuche mit Reinkulturen, wie sie von ASHBY (1922) und GADD (1924, 1927) durchgeführt worden sind, erwecken nun den Eindruck, als bestünde zwischen dem Wirt, von dem der Pilz isoliert ist, und dem Geschlecht des isolierten Myzels eine Beziehung. In ASHBY's Versuchen ergab der vom Kakao kommende Pilz in Kombination mit dem von der Kokospalme und von Baumwollkapseln Zygoten, der von der Kokospalme reagierte mit dem von Gossypium negativ. Die Ergebnisse von GADD's Versuchen sind in nachfolgender Tabelle zusammengestellt. Ein +-Zeichen bedeutet hier Zygotenbildung, ein —Zeichen Ausbleiben derselben, ein Punkt bedeutet, dass die betr. Kombination nicht geprüft worden ist.

TAB. 1 (NACH GADD 1924, 1927). ZYGOTENBILDUNG IN MISCHKULTUREN

	Theobroma	*Carica*-Frucht:	*Carica* Stamm.	*Hevea*	*Dendrobium*	*Odontadenia*	*Artocarpus*
Theobroma	—	—	—	+	+	+	+
Carica Frucht	—	—	—	+	—	+	—
Carica Stamm	—	—	—	+	—	+	+
Hevea	+	+	+	—	—	—	—
Dendrobium	+	—	—	—	—	—	—
Odontadenia	+	+	+	—	—	—	—
Artocarpus	+	—	+	—	—	—	—
Cocos	—	.	.	.	.	+	.

+ bedeutet: Zygotenbildung —: Keine Zygotenbildung
. : die betr. Kombination wurde nicht geprüft.

Aus Tabelle 1 ergibt sich deutlich die Scheidung der isolierten Stämme (die aus Ceylon stammen, während ASHBY über Material von Westindien verfügte) in zwei Gruppen, wenn auch an einigen Stellen —Zeichen, stehen, wo +Zeichen zu erwarten gewesen wären. Ich möchte nach eigenen Erfahrungen bis auf weiteres annehmen, dass hier die Kopulationsbedingungen nicht besonders günstig waren

Hiervon hängt jedenfalls für das Resultat viel ab; ausserdem ist ganz sicher die sexuelle Aktivität der einzelnen Stämme und dementsprechend ihre Affinität zueinander verschieden. Wir dürfen also wohl mit GADD schliessen, dass die Myzelien von *Theobroma*, *Carica* und *Cocos* dem einen Geschlecht zugehören, die von *Hevea*, *Dendrobium*, *Odontadenia*, *Artocarpus* und *Cocos* dem anderen. Welches das ♀ und ♂ Geschlecht ist, lässt sich vorläufig nicht sagen, da der Ursprung der Oogonien- und Antheridien-bildenden Hyphen noch nicht ermittelt worden ist. Trotz weitgehender morphologischer Uebereinstimmung sind nun die auf verschiedenen Wirtspflanzen vorkommenden *Phytophthora Faberi*-Myzelien physiologisch nicht identisch. Durch Infektionsversuche lässt sich zwar eine Uerbertragung des Pilzes von einem Wirt auf den anderen bewerkstelligen, die Infektion gelingt aber nicht so leicht wie bei wirtsgleicher Uebertragung, in manchen Fällen gar nicht. Dass eine gewisse Spezialisierung vorliegt, geht auch aus Naturbeobachtungen hervor. GADD fand z.B. auf Ceylon Cocospalmen, die grösstenteils gesund waren, inmitten stark infizierter Hevea- und Kakaobäume. Es sieht also so aus, als käme in der Natur eine Uebertragung des Pilzes von Wirt zu Wirt praktisch nicht oder doch nur selten vor. So würde eine Isolierung von Spezialformen und eine Trennung der Geschlechter in der Natur vorliegen, und man wird in Erwägung ziehen dürfen, ob das darauf beruht, dass zwischen den das Geschlecht bestimmenden Faktoren und denen, die für die Spezialisierung verantwortlich sind, irgendwelche Beziehungen bestehen.

Aus GADD's Versuchen allein lässt sich freilich in dieser Richtung nichts Sicheres schliessen. Er hat von jeder Wirtspflanze nur einen Stamm isoliert und geprüft. Es wäre also gut möglich, dass GADD's Resultate reine Zufallsergebnisse sind und sich unter zahlreichen Isolierungen von d e m s e l b e n Wirt geschlechtsverschiedene Stämme finden werden. Wenn solche aber häufig vorkämen, so wäre es jedenfalls merkwürdig, dass in der Natur noch von keinem der zahlreichen Mykologen, die *Phytophthora Faberi* untersucht haben, Zygoten gefunden worden sind. Man müsste dann schon annehmen, dass in der Natur die Aussenbedingungen für die Zygotenbildung, die im Experiment bei geeigneter Kombination leicht gelingt, ungünstige sind. ASHBY hat allerdings über mehrere Isolierungen von jeweils der gleichen Wirtspflanze verfügt und festgestellt, dass sie geschlechts-

gleich waren. Dagegen reagiert der „Cocos-Stamm" GADD's (der in Tab. 1 aufgeführt ist) mit einem der „Cocos-Stämme" ASHBY's, und in neuen, kürzlich erschienenen Untersuchungen hat ASHBY (1929) noch andere solche Fälle nachweisen können. Eine strenge Beschränkung der beiden Geschlechter auf bestimmte Wirte, für die eine genotypische Bedingtheit angenommen werden könnte, besteht also nicht oder doch nicht allgemein. Innerhalb begrenzter geographischer Zonen wäre sie immerhin möglich. Die weitere Klärung bleibt späteren Untersuchungen überlassen.

d. Pericystis apis MAASSEN

Bei diesem anisogamen Pilz, dessen systematische Stellung noch umstritten ist, liegt sicher genotypische Geschlechtsdeterminierung vor. Oogonien und Antheridien entstehen stets an verschiedenen Myzelien, deren Geschlechtscharakter in Einzelkultur konstant bleibt. Wir verfügen leider noch nicht über zytologische Untersuchungen. CLAUSSEN (1921) hat aber folgendes festgestellt: Nachdem der Antheridieninhalt in das Oogonium übergetreten ist, wird dessen plasmatischer Inhalt in eine grössere Anzahl kugeliger Ballen zerlegt. Jeder dieser Ballen wird zu einem Sporangium, indem sein Inhalt in zahlreiche Sporen zerfällt. Aus 5000 solcher Sporen wurden Myzelien aufgezogen; 2554 davon waren weiblich, 2546 männlich. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter ist also 1 : 1. Ein und derselbe Ballen enthält ♀ und ♂ Sporen. Es ist kaum zweifelhaft, dass die Reduktion der Chromosomenzahl zeitlich zwischen der Kopulation von Antheridien und Oogonien und der Sporenbildung liegt. Vielleicht enthält jeder Ballen ursprünglich einen diploiden Kern, der reduziert wird, wobei die Trennung der Geschlechter erfolgt. An den ♀ und ♂ Myzelien lassen sich auch sekundäre Geschlechtscharaktere nachweisen.

2. *Ascomycetes*

Experimentelle Untersuchungen, die genotypisch bedingte Diözie und Trennung der Geschlechter durch die Reduktionsteilung beweisen, liegen bei den Ascomyceten bisher verhältnismässig wenige vor. Die ersten Angaben in dieser Richtung stammen von EDGERTON (1914) und beziehen sich auf *Glomerella*. Später hat vor allen Dingen

Dodge (1920, 1927, 1928) das Problem gefördert. Aus Thaxter's monographischer Bearbeitung der Laboulbeniacen, die auf das Jahr 1896 zurückgeht, lässt sich bereits mit Wahrscheinlichkeit schliessen, dass in dieser Familie genotypische Geschlechtsverschiedenheit verbreitet ist. Wir behandeln die einzelnen in Betracht kommenden Gruppen in der systematischen Reihenfolge.

a. Plectascales

Derx (1925) hat bei *Penicillium luteum* (Zukal?) Wehm. festgestellt, dass normale Perithecien nur dann erhalten werden, wenn zwei geeignete, aus je einer Ascospore aufgezogene Haplomyzelien miteinander kombiniert werden. Er hat zwölf solcher Haplomyzelien isoliert und gegeneinander geprüft. 6 davon erwiesen sich dem einen Geschlecht zugehörig (ergaben also untereinander kombiniert keine Perithezien), die übrigen 6 dem andern. Tab. 2 gibt

Tabelle 2. Reaktion von 12 Einsporkyzelien von *Penicillium luteum* aufeinander

(nach Derx)

	A	D	E	F	G	K	B	C	H	I	L	M
A	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	2	1
D	—	—	—	—	—	—	2	2	3	2	3	2
E	—	—	—	—	—	—	3	3	4	3	4	3
F	—	—	—	—	—	—	3	3	4	3	4	3
G	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	2	1
K	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	2	1
B	1	2	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—
C	1	2	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—
H	2	3	4	4	2	2	—	—	—	—	—	—
I	1	2	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—
L	2	3	4	4	2	2	—	—	—	—	—	—
M	1	2	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—

hierüber und zugleich über gewisse individuelle Verschiedenheiten Aufschluss, die in der Stärke der gegenseitigen Reaktion ihren Ausdruck finden. Die — Zeichen bedeuten Ausbleiben der Perithezienbildung; die Zahlen sollen ein annäherndes Mass für die relative Menge der entstandenen Perithezien sein. Wir ersehen daraus, dass die Stämme E, F, H und L sehr aktive Stämme sind, während die Reaktionen mit A, G, K, recht träge verlaufen.

Welcher der beiden Gruppen die weiblichen, welcher die männlichen Myzelien zugehören, ist noch nicht ermittelt worden. Ebensowenig wurde festgestellt, ob die Sporen e i n e s Ascus verschiedengeschlechtig sind. Bis zum Beweise des Gegenteils dürfen wir das aber für sehr wahrscheinlich halten, also annehmen, dass die Geschlechtertrennung durch die Reduktionsteilung erfolgt. Nicht unwichtig wäre es übrigens, zu prüfen, ob auch die verschiedene sexuelle Aktivität der einzelnen Stämme auf genotypischer Grundlage beruht oder nicht.

b. Exoascales

Durch die Untersuchungen WIEBENS (1927) ist der Beweis dafür erbracht worden, dass bei *Taphrina epiphylla* SADEB. und *Taphrina Klebahnii* WIEBEN die Paarkernphase durch Kopulation zweier genotypisch verschiedener Gameten (Sprosskonidien) zustande kommt. Das Myzel dieser parasitischen Pilze besteht durchgehends aus zweikernigen Zellen. Die Paarkerne vermehren sich offenbar durch konjugierte Teilung; erst im jungen Ascus findet die Karyogamie statt. Es folgt die Reduktionsteilung und Entstehung von 8 (haploiden) Ascosporen, die unter geeigneten Bedingungen zu hefeartiger Sprossung übergehen. Die so entstehenden einkernigen Sprosskonidien sind beliebig lange vermehrungsfähig. Bei Kultur auf SABOURAUD's Nähragar (1,8% Agar, 3% Maltose, 1% Pepton) können Kopulationen eintreten: zwei nahe beieinander liegende Sprosskonidien werden in der Weise durch eine Kopulationsbrücke verbunden, dass das eine (♂) eine seitliche Ausstülpung treibt, die auf das andere zuwächst und mit ihm verschmilzt. Durch die offene Verbindung wandert dann der Inhalt des ♂ Konidiums (Gameten) in das ♀ über. Letzteres treibt einen Keimschlauch aus, der das Plasma mit den beiden Kernen aufnimmt und sich unter mehrfacher Bildung von Querwänden stark verlängern kann. Unter den Bedingungen der künstlichen Kultur ent-

hält immer nur die Spitzenzelle plasmatischen Inhalt, die rückwärtigen Schlauchpartien sind leer. Der Keimschlauch fungiert zweifellos als Infektionshyphe und gibt dem Paarkernmyzel, das in der Wirtspflanze nachgewiesen ist, den Ursprung.

Auch unter günstigsten Kopulationsbedingungen bleiben die Kopulationen stets aus, wenn man Kulturen verwendet, die auf e i n e Ascospore zurückgehen. Legt man eine grössere Anzahl solcher Einsporkulturen (Klone) an und kombiniert sie paarweise, so beobachtet man in 50% der Fälle Kopulationen. Dass tatsächlich eine genotypische Verschiedenheit der Sprosskonidien Voraussetzung für das Zustandekommen der Kopulation ist, geht aus folgendem Versuch WIEBEN's hervor: WIEBEN isolierte die 8 Sporen eines Ascus und legte davon 8 getrennte Kulturen an. Bei der paarweisen Kombination derselben zeigte sich nun, dass jeweils 4 dem Geschlechte nach miteinander übereinstimmten. Die Sprosskonidien der Kulturen 1—4 (Gruppe I) reagierten nicht untereinander, ebensowenig die der Kulturen 5—8 (Gruppe II), dagegen ergab jede Kultur der Gruppe I in Kombination mit jeder beliebigen der Gruppe II Kopulation. Das lässt sich nur so deuten, dass durch die Reduktionsteilung, die im Ascus stattfindet, eine Trennung der beiden haploiden Geschlechter herbeigeführt wird.

c. Pyrenomycetes

1. *Glomerella*. EDGERTON (1914) hat an einer *Glomerella*-Art Beobachtungen gemacht, die auf genotypische Geschlechtertrennung deuten. Werden Einspormyzelien des Pilzes (gewonnen aus je einer Ascospore) auf Agarplatten in einiger Entfernung von einander geimpft, so entsteht in der Berührungslinie der sich kreisförmig ausbreitenden Hyphen häufig eine dunkle, aus Perithezien bestehende Zone. Der Pilz ist vermutlich anisogam und bildet Ascogone und Antheridien. Das Ergebnis der Versuche lässt vermuten, dass die Fähigkeit zur Bildung ♀ und ♂ Geschlechtsorgane auf besondere Haplomyzelien beschränkt ist, sodass Sexualakte erst bei deren Zusammenkommen möglich werden. Myzelien, die aus verschiedenen Sporen e i n e s Ascus hervorgegangen waren, reagierten bei Kombination teilweise mit Perithezienbildung in der Kontaktzone, teilweise blieb diese Reaktion aus. Das spricht für Geschlechtertrennung durch die

Reduktionsteilung und würde im Verein mit obigen Feststellungen als Beweis für genotypisch bedingte Diözie angesehen werden können, wenn nicht gleichzeitig von EDGERTON gezeigt worden wäre, dass die Haplomyzelien reichlich, wenn auch oft unvollkommene Perithezien erzeugen können. In vielen dieser Perithezien wurden auch Asci gefunden, andere blieben steril (besonders die auf dem Myzel, das EDGERTON (—) Myzel nennt). Es ist nicht unmöglich, dass es sich um haploide Fruchtkörper handelt, deren Asci von vornherein e i n e n (haploiden) Kern enthalten, obwohl bisher m.W. derartige Asci nicht beobachtet worden sind. Sollten sich die Asci dieser Perithezien normal entwickeln, d. h. auf befruchtete Ascogone zurückgehen und im Jugendzustand die übliche Kernverschmelzung zeigen, dann könnte die Diözie jedenfalls keine ganz strenge sein. Genotypische Geschlechtsdeterminierung wäre damit nicht ausgeschlossen [1]), doch gibt uns das Vorkommen von Perithecien auf Haplomyzelien auf alle Fälle Anlass zu gewissen Zweifeln, zumal die morphologische und zytologische Untersuchung noch ausstehen und andere Deutungsmöglichkeiten vorläufig nicht ganz ausgeschlossen werden können.

2. *Gibberella moniliformis* (SHELD.) WINELAND. Die Tatsachen, aus denen man bei diesem Pilz auf genotypisch-diözisches Verhalten schliessen könnte, sind folgende: WINELAND (1924) fand die Kombination verschiedener Stämme des Pilzes in der Kontaktzone Perithezien. Diese Stämme waren zum Teil Einsporkulturen (aus einzelnen Ascosporen gewonnen). Allein kultiviert zeigten sie zwar auch Ansätze zur Perithezienbildung, die aber nie bis zur Ascusbildung vorschritt. Da bekannt ist, dass auch bei monözischen Pilzen die Bedingungen für die Fruchtkörperbildung gerade an der Kontaktzone zweier Myzelien besonders günstige sind [2]), sodass eine Fruchtkörper- bezw. Zygotenlinie entsteht, die Diözie vortäuscht, so kann auch *Gibberella* vorläufig nur mit starkem Vorbehalt unter die genotypisch diözischen Ascomyceten eingereiht werden.

---

[1]) Mit CORRENS kann man annehmen, dass sowohl die ♀ wie die ♂ Haplomyzelien die P o t e n z e n beider Geschlechter enthalten, dass aber durch besondere Gene (Determinatoren) dem Einzelmyzel entweder der ♀ oder der ♂ Charakter aufgeprägt wird. Schwächung oder Unwirksamwerden dieser Determinatoren würde dazu führen, dass auch im Haplomyzel beide Geschlechtspotenzen zur Entfaltung kommen können.

[2]) s. MURPHY 1918, WISNIEWSKY 1909.

3. *Ceratostomella paradoxa* DADE. Sieben Einspormyzelien wurden gegeneinnder geprüft (DADE 1928). Es ergaben sich zwei Gruppen von 5 und 2, deren Angehörige miteinander Perithezien bildeten. Das gegenseitige Verhalten der Sporen e i n e s Ascus wurde nicht untersucht. Im isolierten Zustand bildeten die Einspormyzelien im allgemeinen nur Konidien (*Thielaviopsis*); nur eines, das DADE für eine Mutante hält, erzeugte perithezienartige Anlagen, die aber anschei-

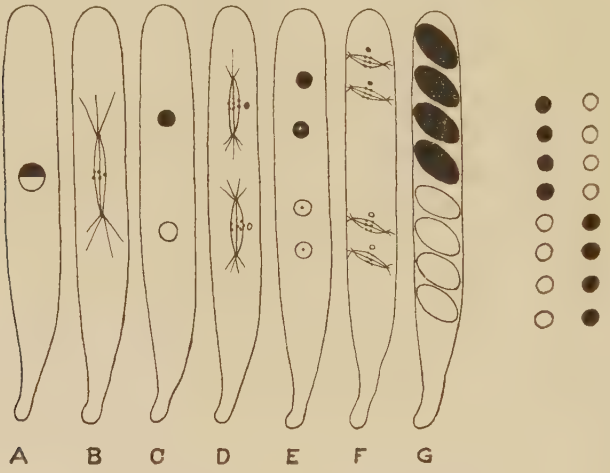


ABB. 1 (nach DODGE). *Neurospora sitophila.*
Schema der Kernteilungen und Sporenbildung im Ascus. Mit schwarz und weiss sind die verschiedenen Geschlechter der Sporen bezeichnet. Das Schema zeigt die Verteilung der Geschlechter für den Fall, dass die Trennung der geschlechtsbestimmenden Faktoren im e r s t e n Schritt der Reifeteilungen erfolgt (FALL I). Rechts sind die beiden sich dabei ergebenden Verteilungsmöglichkeiten angegeben.

nend keine Asci bildeten. Die zytologische Untersuchung steht noch aus. Bis auf Weiteres darf wohl bei dem Pilz genotypische Geschlechtertrennung angenommen werden.

4. *Neurospora.* Ueber diese Pilzgattung liegen sehr eingehende Untersuchungen von SHEAR und DODGE (1927), DODGE (1927, 1928) und WILCOX (1928) vor. Die Perithezien von *Neurospora sitophila* SHEAR et DODGE und von *N. crassa* SHEAR et DODGE haben 8 sporige Asci. Isoliert man Ascosporen und bringt sie zur Keimung, so erhält

man Myzelien, die Konidien (*Monilia*) oder sklerotienartige Körper, nie aber Perithezien mit Asci bilden. Kombinationskulturen ergaben auch hier, dass die Einspormyzelien in zwei Gruppen zerfallen, die miteinander durch Perithezienbildung reagieren. Von *Neurospora crassa* wurden die 8 Sporen einzelner Asci isoliert; es zeigte sich, dass 4 Myzelien zur einen, die 4 anderen zur anderen Gruppe gehören. Also liegt Aufspaltung vor, und wir haben allen Grund anzunehmen, dass ein Allelomorphenpaar geschlechtsbestimmender Faktoren bei

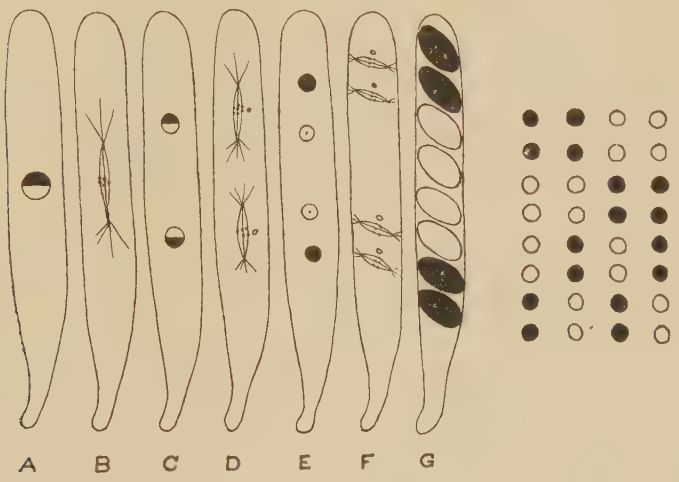


Abb. 2. *Neurospora sitophila.*
Schema der Kernteilungen und Sporenbildung im Ascus. Es zeigt die Verteilung der Geschlechter für den Fall, dass die Trennung der geschlechtsbestimmenden Faktoren im zweiten Schritt der Reifeteilungen erfolgt (Fall II). Rechts sind die vier sich dabei ergebenden Verteilungsmöglichkeiten angegeben.

der Reduktionsteilung getrennt wird. Wilcox (1928) hat nun für *Neurospora sitophila* zeigen können, wie die geschlechtsverschiedenen Ascosporen im Ascus verteilt sind, und hat auf experimentellen Wege im Verein mit der zytologischen Untersuchung den Nachweis erbracht, dass die Trennung der geschlechtsdeterminierenden Gene nur beim zweiten Teilungsschritt im Ascus erfolgen kann. Die 8 Sporen sind im Ascus in einer Reihe angeordnet. Einzelne Asci wurden isoliert und die Sporen der Reihe nach entnommen, sodass ihre ursprüngliche Lage im Ascus bekannt war. Die aus den Sporen her-

vorgegangenen Haplomyzelien wurden dann mit Teststämmen kombiniert. Es ergab sich, dass im Ascus gleichgeschlechtige Sporen immer paarwiese zusammenliegen. Die 4 Anordnungen, die dabei möglich sind, ergaben sich aus dem Schema Abb. 2. Zytologisch

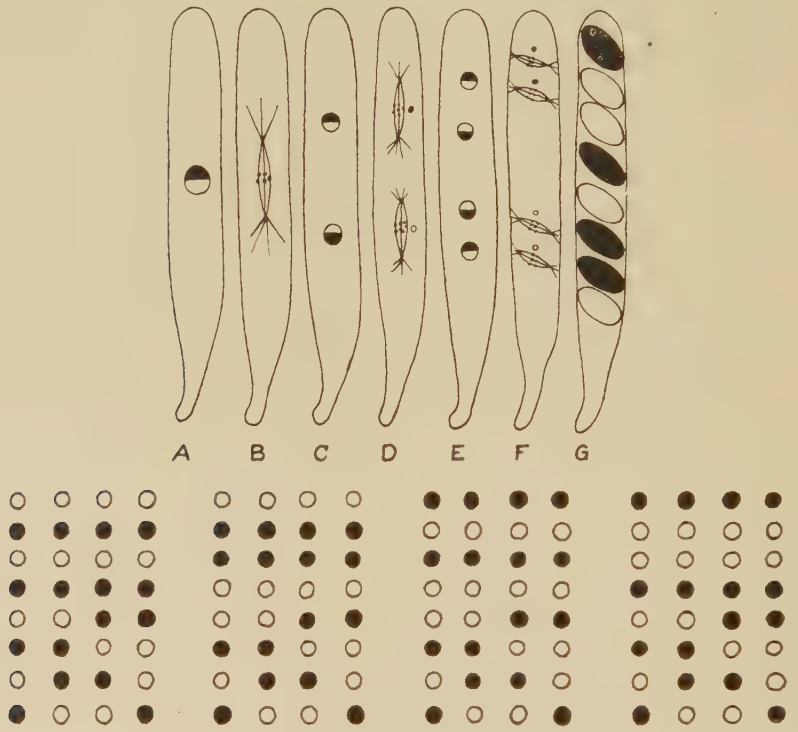


Abb. 3. *Neurospora sitophila.*
Schema der Kernteilungen und Sporenbildung im Ascus. Es zeigt die Verteilung der Geschlechter für den Fall, dass die Trennung im dritten Teilungsschritt erfolgt (Fall III). Unter dem Schema sind die 16 sich dabei ergebenden Verteilungsmöglichkeiten gegeben.

wurde nun folgendes festgestellt: Die Spindelachsen der beiden ersten Teilungsschritte im Ascus sind longitudinal gerichtet (sie liegen in der Längsachse des Ascus), die der dritten transversal. Abb. 1—3 erläutern das. Die Konsequenzen, die sich hieraus für die Geschlechtsverteilung unter den 3 a priori möglichen Annahmen, dass die Trennung der geschlechtsbestimmenden Faktoren beim ersten, zweiten oder

dritten Teilungsschritt stattfindet, ergeben, sind schematisch in Abb. 1—3 dargestellt. Wir sehen daraus, dass Fall I und III (Trennung im I. oder III. Teilungsschritt) nach dem experimentellen Befund ausgeschlossen sind. Im Fall I müssten die geschlechtsverschiedenen Sporen in zwei Gruppen zu je 4 angeordnet sein. Unter den 16 möglichen Anordnungen, die sich aus Fall III ergeben, ist ebenfalls keine, die mit der experimentell ermittelten Verteilung übereinstimmt. Somit bleiben nur die 4 Möglichkeiten des Falles II, die in Fig. 2 reproduziert sind.

Neurospora tetrasperma Sh. et D. hat, wie der Name sagt, in der Regel viersporige Asci. Aus den Einzelsporen gehen Myzelien hervor, die in sich Perithezien bilden und deshalb von Shear und Dodge homothallisch genannt werden. Diese Homothallie (Monözie) ist allerdings besonderer Art, was schon daraus hervorgeht, dass nicht a l l e Einspornmyzellen des Pilzes monözisch sind. Es komt z.B. vor, dass 5 Sporen in einem Ascus gebildet werden; 3 davon haben dann die normale Grösse, die beiden anderen sind kleiner. Werden solche kleinen Sporen isoliert und zur Keimung gebracht, so sind die aus ihnen hervorgehenden Myzelien in sich n i c h t zur Perithezienbildung fähig; sie sind genau wie die Einspormyzelien der *Neurospora sitophila* und *crassa* eingeschlechtig, was daraus hervorgeht, dass bestimmte Paar-Kombinationen von ihnen Perithezien bilden. Die zytologische Untersuchung der *Neurospora tetrasperma* (Dodge 1927) hat nun zunächst ergeben, dass die normalen (zu viert im Ascus gebildeten) Ascosporen von den 8 Kernen je 2 eerhalten [1]), die kleinen dagegen nur einen. Fügen wir hinzu, dass Dodge (1928) aus Konidien des sog. homothallischen Myzels (die teilweise einkernig sind) neben gemischtgeschlechtigen eingeschlechtige Myzelien isolieren konnte, so wird die Annahme zur Gewissheit erhoben, dass die K e r n e der *N. tetrasperma* genau wie diejenigen der beiden anderen Arten der Gattung eingeschlechtig determiniert sind und die sog. Homothallie nur dadurch zustandekommt, dass genotypisch verschiedengeschlechtige Kerne in e i n e m Myzel lokalisiert sind. Dieses Myzel ist also im genotypischen Sinne ein Mischmyzel oder M i k t o h a p l o n t. Es entspricht, wie ich schon früher (1928, 372) hervorgehoben habe, dem sog. neutralen Myzel des *Phycomyces*

[1]) Im reifen Zustand sind die Sporen vierkernig, da beide Kerne sich in der Spore teilen.

mit dem Unterschiede, dass dieses in sich zu normalen sexuellen Reaktionen nicht fähig ist. Die Teilungsgeschwindigkeit der beiderlei Kerne kann im Myzel der *N. tetrasperma* nicht sehr verschieden sein; sonst müssten sich aus dem vegetativen gemischtgeschlechtigen Myzel leicht eingeschlechtige Partien absondern, was nicht vorzukommen scheint oder doch wohl selten ist. Genauere Untersuchungen hierüber liegen noch nicht vor. Die Zellen des Myzels sind in der Regel mehrkernig und enthalten wohl gewöhnlich auch beiderlei Kerne. Ob diese sich wie in den ascogenen Hyphen durch konjugierte

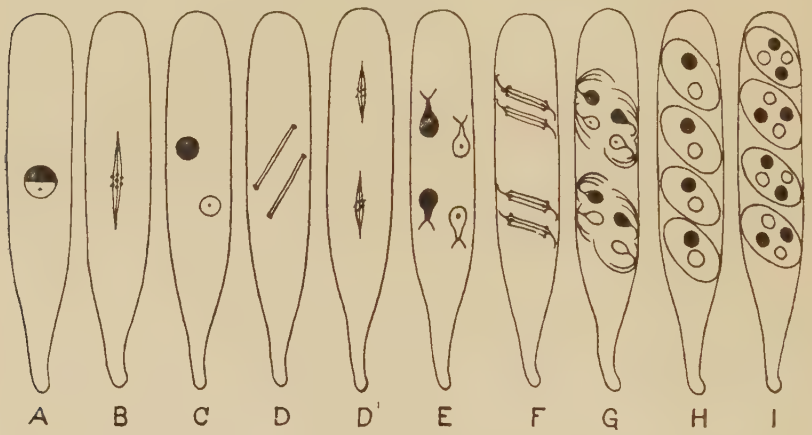


Abb. 4 (nach Dodge). *Neurospora tetrasperma.*
Kernteilungen und Sporenbildung im Ascus. In D die Spindeln der zweiten Teilung schräg und parallel gerichtet, in D' übereinander in der Achse des Ascus. Beides kommt vor. Das Schema zeigt die Verteilung der Geschlechter für den Fall, dass die Trennung der geschlechtsbestimmenden Faktoren beim e r s t e n Teilungsschritt erfolgt.

Teilungen vermehren, bleibt vorläufig dahingestellt. Auch der Befruchtungsprozess ist noch ungeklärt. Mit der Bildung der Asocogone und Antheridien dürfte eine Trennung der geschlechtsverschiedenen Kerne einhergehen.

Dodge (1927) hat auch die zytologischen Verhältnisse bei der Ascusentwicklung untersucht und dabei einige Abweichungen gegenüber dem oben für *N. sitophila* geschilderten gefunden. Die Spindelachse der ersten Teilung liegt in der Längsachse des Ascus; die Spindelachsen der zweiten Teilung sind entweder schräg zur Ascusachse und untereinander parallel orientiert oder sie liegen hintereinander in

der Ascusachse, während die 4 Spindelachsen der dritten Teilung transversal gerichtet sind, also senkrecht zur Ascusachse stehen.

Während der Ausbildung erfahren die Kerne Verschiebungen, die für ihre spätere Teilung nicht unwesentlich sind. Von den 8 Kernen gelangen, wie gesagt, normalerweise in jede der 4 Sporen zwei. Die schematischen Abb. 4 u. 5 geben hierüber Aufschluss. Nimmt man an, dass die Reduktion der Chromosomenzahl beim ersten Teilungsschritt vollzogen wird, so ergibt sich die Verteilung der Kerne auf die Sporen, wie sie in Abb. 4 schematisch angegeben ist. Diese Verteilung stimmt mit der oben begründeten Annahme überein, dass jede der 4

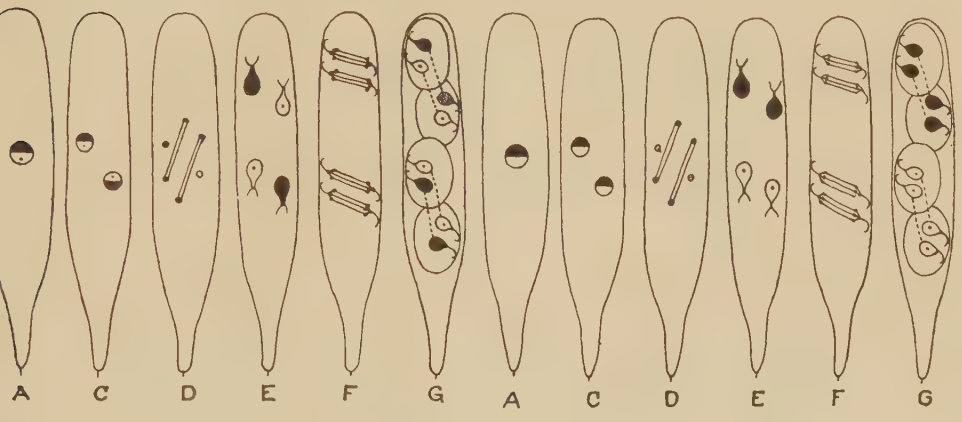


Abb. 5 (teilweise nach Dodge). *Neurospora tetrasperma.*
Zwei Möglichkeiten der Geschlechtsverteilung für den Fall, dass die Trennung der geschlechtsbestimmenden Faktoren im zweiten Teilungsschritt erfolgt. Näheres im Text.

Sporen Kerne beiderlei Geschlechtes erhält. Dasselbe Resultat kann nun aber auch erreicht werden, wenn die Trennung der geschlechtsdeterminierenden Faktoren beim zweiten oder beim dritten Teilungsschritt erfolgt. Wenn Dodge (1927, 301) allerdings meint, dass dies in den beiden letzteren Fällen eintreffen müsse, sodass es für das Endergebnis gleichgültig sei, in welchem Teilungsschritt die Trennung der geschlechtsbestimmenden Faktoren erfolge, so kann ich dem nicht zustimmen. In den schematischen Figuren, die Dodge zum Beleg dieser Ansicht gibt, sind nur zwei mögliche Fälle dargestellt. Nach dem, was wir von der Reduktionsteilung wissen, ist es dem Zufall überlassen, nach welchem Pole die jeweils vä-

terlichen und mütterlichen Chromosomen wandern. Ausser dem von Dodge (1927) abgebildeten Verlauf (s. Abb. 5 links A—G) wäre also mit gleicher Wahrscheinlichkeit noch ein anderer zu erwarten, der dazu führen müsste, dass in jede Spore zwei geschlechtsgleiche Kerne kommen. Hierüber gibt Abb. 5 (rechts A—G) Aufschluss. Es ist jedenfalls vorläufig nicht einzusehen, warum bei der zweiten Teilung die Gene sich nicht so verteilen können, dass jeweils die gleichen nach demselben Pol gelangen und würde eines ganz besonderen Mechanismus bedürfen, wenn das verhindert werden sollte. Ganz entsprechendes gilt für den angenommenen Fall, dass die Trennung der Gene erst im dritten Teilungsschritt stattfindet. Wir hätten danach also zu erwarten, dass nur 50% der zweikernigen Sporen miktohaplontische Myzelien ergeben, die übrigen 50% dagegen eingeschlechtige, und zwar zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche. Da das offenbar nicht der Fall ist, möchte ich bis auf Weiteres annehmen, dass bei *N. tetrasperma* der erste Teilungsschritt die geschlechtsbestimmenden Gene trennt.

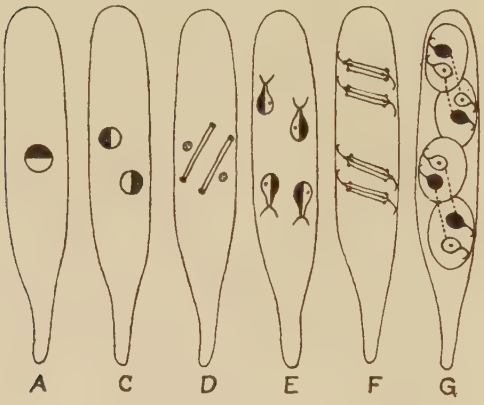


Abb. 6 (nach Dodge). *Neurospora tetrasperma* Schema der Geschlechtsverteilung für den Fall, dass die Trennung der geschlechtsbestimmenden Factoren beim dritten Teilungsschritt erfolgt.

Da Dodge *Neurospora tetrasperma* homothallisch nennt, muss noch auf einen grundsätzlichen Unterschied hingewiesen werden, der zwischen dieser Art von Homothallie (Haplomonözie) und der Haplomonözie anderer Pilze besteht. Wenn, wie Claussen (1912) gezeigt hat, bei *Pyronema confluens* ein Myzel, das aus einer einkernigen Ascospore hervorgeht, normal fruktifiziert, d. h. Ascogone und Antheridien bildet, die die Ascogone befruchten, so kann hier keine genotypische Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Kerne vorliegen. Die Geschlechtsdifferenzierung ist in diesem wie in vielen anderen Fällen (nachgewiesenermassen bei *Saprolegnia monoica*, vie-

len Pyreno- und Discomyceten, *Coprinus sterquilinus*, monözischen Volvocales, monözischen Moosen, Polypodiaceenprothallien u. v. a., wahrscheinlich auch bei den monözischen Mucorineen) ein reiner Entfaltungsprozess auf genotypisch gleicher Grundlage. *Pyronema* ist ein Isohaplont. Wir haben also zu unterscheiden zwischen isohaplontischer und miktohaplontischer Monözie[1]) und dürfen wohl schon jetzt sagen, dass die erstere die weitaus häufigere ist. Als Beispiel miktohaplontischer Monözie könnten bisher angeführt werden die neutralen Myzelien vom *Phycomyces* [2]), die 4 zellige Keimkolonie von *Gonium pectorale*, die Promyzelien vieler *Ustilago*-Arten, diejenigen von *Puccinia Graminis* und *Pucc. Helianthi*. *Neurospora tetrasperma* ist ein besonders instruktiver Fall, der uns zeigt, dass auch die Einsporkultur nicht immer die sichere Gewähr für die Gewinnung von Isohaplonten bietet. Es muss stets geprüft werden, ob die Kerne eines haploiden Klons auch wirklich auf einen Kern zurückgehen oder es muss, wenn das nicht der Fall ist, die Herkunft der Ausgangskerne wenigstens genau bekannt sein.

d. Discomycetes

Bisher ist nur bei zwei Angehörigen der Gattung *Ascobolus* (*Asc. magnificus* KARST. und *Asc. carbonarius* KARST.) genotypisch bedingte Diözie bekannt. *Ascobolus magnificus* hat männliche und weibliche Sexualorgane; es finden wahrscheinlich unter Vermittlung der Trichogyne Kernübertritte vom Antheridium zum Ascogonium statt, und die im Ascus kopulierenden Kerne gehen auf Paare männlicher und weiblicher Kerne zurück, die sich im Ascogonium zusammenfinden. DODGE (1920) fand, dass Myzelien, die auf eine Ascospore zurückgehen, niemals Sexualorgane bilden; wohl aber treten in geeigne-

[1]) Die Ausdrücke Monözie und Diözie, die DODGE hier verwirft, gebrauche ich in dem früher (1928) von mir verwendeten Sinne. Es ist selbstverständlich ein Unterschied, ob man Haplonten oder Diplonten vor sich hat. Im Zweifelsfalle kann man dann von haplomonözischem und diplomonözischem bezw. haplodiözischem und diplodiözischem Verhalten sprechen. Hiergegen lässt sich m.E. weniger einwenden als gegen die Ausdrücke homo- und heterothallisch, deren konsequente Anwendung auf erhebliche Schwierigkeiten stösst. (S. CORRENS 1913, M HARTMANN 1918, KNIEP 1928, 311).

[2]) Obwohl hier echte Zygoten nur in sehr seltenen Fällen gebildet werden.

ten Kombinationen solcher Einspormyzelien Apothezien auf. Er untersuchte 15 solcher Einspormyzelien und fand, dass sie ihrem gegenseitigen Verhalten nach in zwei Gruppen von je 10 und 5 zerfallen. Die Angehörigen einer Gruppe ergaben, miteinander kombiniert, nie Apothezien; diese traten aber stets auf, wenn ein Myzel der einen Gruppe mit irgendeinem der anderen zusammengebracht wurde. Also sind die Myzelien der einen Gruppe wahrscheinlich männlich, die der anderen weiblich, doch wurde noch nicht ermittelt, welche Gruppe dem einen und welche dem anderen Geschlecht zugehört. Bei *Ascobolus carbonarius* (der sich morphologisch etwas anders verhält als *A. magnificus*) hat Betts (1926) unmittelbar die genotypische Verschiedenheit der beiden Myzelsorten nachweissen können. Er brachte von den Sporen e i n e s Ascus 7 zur Keimung und fand, dass vier davon zu der einen, drei zu der anderen Gruppe gehören.

e. Laboulbeniales

Obwohl über die *Laboulbeniales* experimentelle Untersuchungen nicht vorliegen, so lässt sich doch aus den Beobachtungen von Thaxter (1896 ff.) mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit schliessen, dass bei den diözischen Formen die Geschlechtsverschiedenheit eine genotypisch bedingte ist. Tatsache ist jedenfalls, dass aus den Sporen e i n e s Ascus männliche und weibliche Individuen hervorgehen. Im Ascus entstehen gewöhnlich 4 Sporen. Wenn wir die an apandrischen Formen gewonnenen zytologischen Ergebnisse von Faull (1912) auf die sexuellen Formen übertragen dürfen, dann entstehen im Ascus 8 Kerne, von denen 4 sich auf die Sporen verteilen, während die 4 anderen degenerieren. Die Sporen werden zu Paaren entleert und aus einem solchen Paare geht dann bei den diözischen Formen ein ♂ und ein ♀ Organismus hervor. Der bei diesen beiden Individuen meist stark ausgeprägte sexuelle Dimorphismus kann schon in den Sporen vorbereitet sein (bei *Dioicomyces*), indem die Sporen, die das ♂ Individium erzeugen, von vornherein bedeutend kleiner sind. Alles das verträgt sich gut mit der Annahme genotypischer Geschlechtsverschiedenheit. Da nun aber auch bei monözischen Formen eine starke Grössenverschiedenheit der gepaarten Individuen vorkommt, die dazu führt, dass das eine in der Entwicklung weit zurückbleibt und gar nicht zur Bildung von Sexualorganen schreitet, so wäre es immerhin

möglich, dass andere Momente das Primäre sind. Vielleicht wird es einmal gelingen, der Frage durch frühzeitiges Abtöten eines der gepaarten Individuen näher zu kommen.

3. *Basidiomycetes*

Der Ort der Karyogamie und der Reduktionsteilung ist die Basidie. Sie ist dem Ascus homolog. Die Holobasidie, die bei den Autobasidiomyceten und den Tilletiaceen vorkommt, unterscheidet sich im Wesentlichen vom Ascus nur durch die exogene Sporenbildung; bei der Phragmobasidie, die sich bei den Auriculariales, Tremellales, Ustilaginaceen und Uredinales findet, kommt eine Trennung der Produkte der Reduktionsteilung durch Septierung hinzu. Die Basidiospore bezw. das Sporidium erhält aus der Basidie e i n e n (haploiden) Kern. Die Zweikernigkeit, die bei reifen Sporen nicht selten ist, kommt nach den bisherigen Beobachtungen stets dadurch zustande, dass der eingewanderte Kern sich teilt. Das aus der Basidiospore hervorgehende Keimmyzel ist von wenigen, hier nicht zu erörternden Ausnahmen (*Hypochnus terrestris* Kniep, *Sphaerobolus stellatus* Tode [1])) abgesehen, zunächst haploid. Bei den getrenntgeschlechtigen Formen verharren isolierte Keimmyzelien im haploiden Zustand. Kopulation tritt erst ein, wenn zwei geeignete Haplonten zusammenkommen. Dieser Kopulationsakt (Zytogamie) erfolgt ohne Vermittlung von differenzierten Sexualorganen durch Anastomose vegetativer Zellen (Somatogamie). Die Folge ist die häufig an dem Auftreten von Schnallenbildungen kenntliche Paarkernphase (Dikaryophyt [2])), deren Ausdehnung hier eine viel grössere ist als bei den Ascomyceten (ascogene Hyphen). Auf dem Paarkernmyzel pflegen die Fruchtkörper zu entstehen [3]), in deren Basidien die Abkömmlinge des ersten Kernpaares verschmelzen (Karyogamie).

---

[1]) S. Kniep 1913, Pillay 1923, L. B. Walker 1927.

[2]) Im Folgenden ist der Dikaryophyt oder die Paarkernphase auch als Diplophase bezeichnet; die Berechtigung hierzu ergibt sich, wie schon von anderer Seite hervorgehoben worden ist, daraus, dass in jeder Zelle das Material eines diploiden Kernes enthalten ist, und es von geringer Bedeutung ist, ob dieses Material in einer Kernmembran eingeschlossen oder noch auf zwei Kerne verteilt ist.

[3]) Es gibt Formen, die ihren ganzen Entwicklungsgang in der Haplophase, also

a. Hymenomycetes

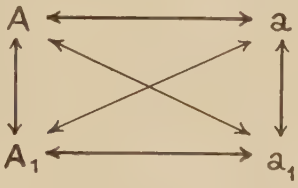
Von den bisher auf ihr geschlechtliches Verhalten untersuchten einigen 60 Hymenomyzeten-Arten ist die Mehrzahl getrenntgeschlechtig. In allen Fällen handelt es sich um genotypische Geschlechtsverschiedenheit, die morphologisch (in der Beschaffenheit der Haplomyzelien) nicht zum Ausdruck kommt (physiologische Geschlechtsdifferenzierung) und nur durch das reaktionelle Verhalten der Haplomyzelien gegeneinander nachweisbar ist. Das genetische Bild zeigt gegenüber ähnlichen Erscheinungen in anderen Pilzgruppen (z.B. Mucoraceen) einige Komplikationen.

Wir besprechen als einfachen Fall zunächst *Coprinus Friesii* QUÉL. (BRUNSWIK 1924). Werden Sporen dieses Pilzes von einem Fruchtkörper isoliert und die daraus hervorgegangenen Myzelien paarweise kombiniert, so erhält man in 50% der Kombinationen Schnallenmyzelien, also die Diplophase, in den anderen 50% bleiben die Kulturen haploid. Es gibt also zweierlei physiologisch verschiedene Haplomyzelien, bei deren Zusammenkommen eine Kopulation in die Wege geleitet wird. Die Verschiedenheit ist erblich, denn sie tritt nach dem Durchgang durch den Fruchtkörper (also durch die Zygote) in gleicher Weise wieder auf, und es ist — wenn auch nicht bei *Coprinus Friesii* so doch bei den anderen Hymenomyzeten — auch nachgewiesen worden, dass bei der Reduktionsteilung in jeder Basidie eine Aufspaltung nach dem sog. Zweierschema erfolgt. Im vorliegenden Falle würden also je 2 der 4 Basidiosporen genotypisch übereinstimmen, die Basidiosporen würden paarweise geschlechtsverschieden sein.

---

unter Ausschaltung des Dikaryophyten durchmachen können. In der Basidie findet dann naturgemäss keine Karyogamie statt. Nach den Untersuchungen von MAIRE (1902), KÜHNER (1926) und BAUCH (1926), die an in der Natur gesammeltem Material gemacht wurden, ist das sehr wahrscheinlich für *Hygrophorus conicus* (SCOP.) FR., *Hygr. ceraceus* (WULF.) FR., *Hygr. constans* LANGE und eine Form von *Camarophyllus virgineus* WULF. In Reinkultur konnten isolierte Haplonten folgender getrenntgeschlechtlicher Formen zur Bildung haploider Fruchtkörper gebracht werden: *Armillaria mucida* SCHRAD., *Collybia tuberosa* BULL., *Coll. velutipes* CURT., *Coprinus curtus* KALCHBR., *Copr. ephemerus* (BULL.) FR., *Copr. fimetarius* (L.) FR., *Copr. niveus* (PERS.) FR., *Oudemansiella apalosarca* (BERK. et BR.) v. HOEHNEL, *Panaeolus campanulatus* L., *Psilocybe coprophila* FR., *Schizophyllum commune* FR., *Typhula erythropus* (BOLT.) FR., (s. KNIEP 1920, 1922; VANDENDRIES 1923, ZATTLER 1924, BRUNSWIK 1924, HANNA 1925).

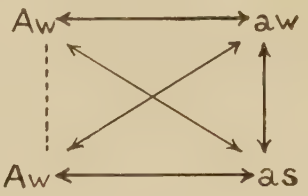
Insoweit gleicht also alles dem haplodiözischen Verhalten der anderen Pilze, die wir bisher kennen gelernt haben. Eine Komplikation ergibt sich aber bereits, wenn wir Haplomyzelien miteinander kombinieren, die von Fruchtkörpern verschiedener Herkunft stammen. BRUNSWIK verfügte über Sporenmaterial von 2 Fruchtkörpern, die zu verschiedener Zeit in den Gewächshäusern des Kaiser Wilhelm-Instituts für Biologie in Berlin-Dahlem aufgetreten waren. Die Sporen und Haplomyzelien von jedem dieser Fruchtkörper liessen sich in die oben besprochenen 2 Gruppen sondern. Wurden dagegen Haplomyzelien aus den Sporen eines Fruchtkörpers (I) mit solchen aus den Sporen des anderen (II) kombiniert, so trat in allen Fällen Schnallenmyzel auf. Nennen wir die beiden Gruppen der Haplomyzelien aus den Sporen des Fruchtkörpers I A und a, die aus Früchtkörper II A_1 und a_1 so lassen sich die Reaktionen durch folgendes Schema darstellen:



Alle durch Doppelpfeile verbundenen Haplonten ergeben in Kombination Diplonten.

Diese eigenartige Erscheinung war schon bei den ersten daraufhin untersuchten Formen (*Schizophyllum commune, Aleurodiscus polygonius* u. a.) festgestellt worden. Sie ist weit verbreitet, gilt aber nicht ausnahmslos. Für *Coprinus comatus* FR., der wie *C. Friesii* nach dem Zweierschema spaltet, hat BRUNSWIK gefunden, dass die Sporen bezw. Haplomyzelien von Fruchtkörpern, die an weit entfernt gelegenen Fundorten geerntet waren, teilweise bezüglich ihrer sexuellen Reaktionsweise miteinander übereinstimmen. So ergab z.B. Fruchtkörper I, gesammelt bei Wien, zwei Sporengruppen, die mit A_w und a_w bezeichnet werden mögen. Fruchtkörper II von St. Pölten, Niederösterreich zeigte Aufspaltung in einen Faktor, der mit A_w offenbar identisch war, da die betreffende Haplontengruppe wohl mit a_w, nicht aber mit A_w reagierte; die andere Haplontengruppe dagegen reagierte sowohl mit A_w wie mit a_w. Sie, bezw. derentsprechen-

de Faktor, ist in dem folgenden Schema, das die gegenseitigen Reaktionen angibt, mit a_s bezeichnet:



Die Verbindung von A_w mit A_w durch eine punktierte Linie bedeutet Ausbleiben der Reaktion (Schnallenbildung). Haplontengruppen anderer standortfremder Fruchtkörper ergaben auch bei *Copr. comatus* vollständige gegenseitige Fertilität.

Es liegen gute Gründe dafür vor, dass die Faktoren A und a in denselben homologen Chromosomen an der gleichen Stelle lokalisiert sind wie A_1 und a_1 (*Copr. Friesii*), ebenso entsprechen sich a_w und a_s (*Copr. comatus*) u.s.w. A_1 und a_1 wären danach Abwandlungen von A und a (Genmutanten) und wir hätten es mit multipler Allelomorphie zu tun. Es wird sich unten Gelegenheit bieten auf die Erscheinung und ihre nähere Begründung zurückzukommen.

Die Aufspaltung nach dem Zweierschema ist nun, wie es scheint, bei den Hymenomyzeten verhältnismässig selten. Sie ist ausser bei *Coprinus Friesii* und *Copr. comatus* bei 7 weiteren *Coprinus*-Arten mehr oder weniger sicher nachgewiesen [1]), ausserdem hat man sie, abgesehen von einigen zweifelhaften Fällen, bisher nur gefunden bei *Psilocybe coprophila* (Bull.) Fr. (Gilmore 1926), *Pholiota adiposa* Fr. (Mounce 1926) und *Fomes pinicola* Fr. (Mounce 1926, 1929).

In zahlreichen anderen Fällen ist dihybride Beschaffenheit der Diplonten festgestellt worden. Die Erbformel (Grundformel) lautet AaBb, demgemäss treten bei der Spaltung *4* Genotypen auf (Spaltung nach dem Viererschema):

AB, ab, Ab und aB.

Es hat sich gezeigt, dass auch hier nur ungleiche Haplonten miteinander kopulieren, und zwar nur solche, die in beiden Faktoren

---

[1]) *Coprinus clavatus* (Batt.) Quél., *C. curtus* Kalchbr., *C. deliquescens* Fr., *C. ephemerus* Fr., *C. radians* (Desm.) Fr., *C. rostrupianus* Hans., *C. velaris* Fr.

genotypisch verschieden sind. Von den 16 Kombinationsmöglichkeiten, die sich aus dem nachstehenden Schachbrettschema

	AB	Ab	aB	ab
AB	AB AB	AB Ab	AB aB	**AB ab**
Ab	Ab AB	Ab Ab	**Ab aB**	Ab ab
aB	aB AB	**aB Ab**	aB aB	aB ab
ab	**Ab AB**	ab Ab	ab aB	ab ab

ergeben, sind also nur die 4 fettgedruckten, also 25% realisierbar, bezw. von den 9 genotypisch verschiedenen Diplonten, die bei voller gegenseitiger Fertilität der Haplonten zu erwarten wären, tritt nur einer auf. Es liegt also hochgradige selektive Befruchtung vor, die dazu führt, dass stets wieder eine Zygote von der Formel Aa Bb hergestellt wird. Sie kann auf zweierlei Weise zustandekommen: durch Zusamenkommen von AB mit ab oder von Ab mit aB. Wir haben es

		AB				ab				Ab			aB		
		1	8	9	11	2	3	5	6	7	12	13	4	10	14
AB	1	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
	8	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
	9	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
	11	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
ab	2	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	5	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	6	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ab	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
aB	4	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—
	10	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—
	14	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—

Tabelle 3. Ergebnis der Kombination von 14 Haplonten aus Sporen eines Fruchtkörpers von *Schizophyllum commune*.

\+ bedeutet Schnallenbildung, — Ausbleiben der Schnallen.

hier in gewissem Sinne mit konstanten Bastarden zu tun. Einige konkrete Beispiele, die das Verhalten von *Schizophyllum commune* und *Aleurodiscus polygonius* zeigen, mögen das Gesagte veranschaulichen (Tab. 3 und 4).

		AB				ab				Ab			aB			
		1	4	8	10	2	3	12	14	5	6	9	7	11	13	15
AB	1	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
	4	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
	8	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
	10	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
ab	2	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	12	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	14	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ab	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
aB	7	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—
	11	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—
	13	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—
	15	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—

Tabelle 4. Ergebnis der Kombination von 15 Haplonten eines Fruchtkörpers von *Aleurodiscus polygonius*.

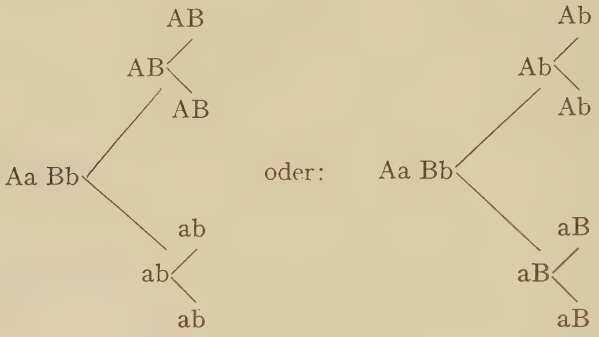
Der Beweis dafür, dass alle fertilen Myzelkombinationen aus der Nachkommenschaft (p_1) eines in zwei Faktoren heterozygotischen Fruchtkörpers Diplonten von derselben genotypischen Beschaffenheit ergeben, lässt sich leicht erbringen. Kombiniert man Haplomyzelien von der Formel AB und ab und gleichzeitig solche von der Formel Ab und aB, so erhält man in beiden Fällen Fruchtkörper [1]), deren Basidien wieder die 4 Haplonten AB, Ab, aB, ab abspalten. Das lässt sich durch Rückkreuzung dieser F_1-Haplon-

[1]) Nicht alle so gewonnenen Diplomyzelien sind zur Fruchtkörperbildung zu bringen, auch nicht unter Bedingungen, die der Fruchtkörperbildung sonst förderlich sind. Es liegen in dieser Beziehung zweifellos genotypische Differenzen vor, die aber grösstenteils noch mangelhaft untersucht sind. Auf das, was bisher darüber bekannt ist, wird später zurückzukommen sein.

ten mit den p_1-Haplonten ohne Weiteres feststellen und ist z.B. bei *Schizophyllum commune, Collybia velutipes, Coprinus fimetarius* (L.) Fr. (Kniep, Zattler, Brunswik) auch festgestellt worden.

Ueber den Vorgang der Reduktionsteilung lässt sich aus der zytologischen Untersuchung wenig Aufschluss gewinnen. Wohl trifft man häufig Stadien an, die als Synapsis angesprochen werden dürfen; ob typische Diakinesen vorkommen, ist schon zweifelhaft. Noch weniger Sicheres lässt sich über die Chromosomenzahl sagen, die wegen der Kleinheit der Kerne nicht einwandfrei zu ermitteln ist. Wenn von verschiedenen Autoren die Zahl 2 als die Haploidzahl bei den meisten Hymenomyzeten angegeben wird, so handelt es sich dabei wohl um Aggregate von Chromosomen, jedenfalls nicht um Einheiten im gewöhnlichen Sinne. Das wird schon dadurch wahrscheinlich, dass Zattler (1924) bei *Collybia velutipes* vier völlig unabhängig voneinander spaltende Faktorenpaare experimentell nachweisen konnte. Bei *Collybia* muss also, wenn unsere gegenwärtigen Vorstellungen von dem Mechanismus der Mendelspaltung zutreffen, die Haploidzahl der Chromosomen mindestens vier betragen. Um die Frage zu entscheiden, ob die Trennung der homologen Chromosomen durch den ersten oder zweiten Teilungsschritt in der Basidie erfolgt, sind wir vorläufig auch ganz auf den experimentellen Weg angewiesen, da in den Basidiosporen die genotypischen Unterschiede keinen sichtbaren Ausdruck finden. Dieser Weg ist auch mit Erfolg beschritten worden. Es handelt sich zunächst darum, die vier Sporen einzelner Basidien zu isolieren und die daraus hervorgegangenen Haplomyzelien auf ihr genotypisches Verhalten zu untersuchen. Hierfür ist *Aleurodiscus polygonius* (Pers.) v. Höhn. et Litsch. ein geeignetes Objekt, da er, soweit bekannt, zum Unterschied von anderen Hymenomyzeten die Eigenschaft hat, unter gewissen Bedingungen die vier Sporen einer Basidie gleichzeitig abzuschleudern. Man kann also diese Tetraden auffangen und isolieren, die 4 Sporen durch Plattenguss trennen und daraus 4 Haplomyzelien einzeln aufziehen (Kniep 1922). Die ersten Versuche in dieser Richtung mit *Aleurodiscus* ergaben folgendes: Jede Basidie liefert zwei Paare untereinander genotypisch gleicher Haplonten; sind die beiden Haplonten des einen Paares AB, so sind die des anderen ab. In dem zweiten möglichen Falle der Spaltung treten je zwei Haplonten vom Typus Ab und aB auf. Je ein Haplont des einen Paares einer Tetrade ergänzt sich also

mit einem Haplonten des anderen Paares zum Diplonten Aa Bb. Die Prüfung der Haplonten auf ihre genotypische Beschaffenheit geschah durch Kombination mit bekannten Teststämmen. Da immer nur z w e i Genotypen in einer Tetrade vertreten sind, lässt sich schliessen, dass hier die Spaltung im e r s t e n Teilungsschritt (der ersten Reifeteilung des diploiden Basidienkerns) erfolgt ist nach folgendem Schema:



Spaltungstypus I Spaltungstypus II

Kombiniert man die 4 Haplomyzelien, die von einer Basidie stammen, untereinander, so erhält man, gleichgültig ob die Aufspaltung nach Typus I oder II erfolgt ist, folgendes Bild (mit 1—4 sind die 4 Sporen bezeichnet):

	1	2	3	4
1	—	—	+	+
2	—	—	+	+
3	+	+	—	—
4	+	+	—	—

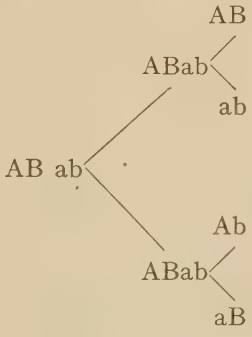
Tabelle 5

Kombiniert man aber die Haplomyzelien von Typus I mit den Haplomyzelien vom Typus II, so darf nach dem oben Gesagten in k e i n e m Falle eine positive Reaktion (Schnallenmyzel) auftreten, was auch tatsächlich zutraf. 210 untersuchte Einspormyzelien eines

Fruchtkörpers verteilten sich zahlenmässig auf die 4 Genotypen folgendermassen:

50 AB : 54 ab, 52 Ab : 54 aB

Dieses mit der Auffassung der Zytologen, dass die erste Teilung bei der Tetradenbildung die heterotypische ist, übereinstimmende Ergebnis, gilt aber keineswegs allgemein. Die erste Abweichung fand FUNKE (1924), der mit Hilfe des Mikromanipulators Sporentetraden von *Hypholoma fasciculare* und *Collybia velutipes* isoliert und festgestellt hat, dass aus einer Basidie auch alle vier Genotypen herausspalten können. Er schliesst daraus, dass in diesen Fällen die Trennung der Faktoren im zweiten Teilungsschritt erfolgt ist, nach dem Schema:



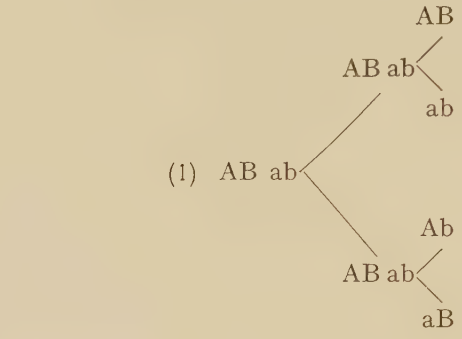
Diese Beispiele blieben nicht vereinzelt. HANNA (1925), BRUNSWIK (1926) und D. E. NEWTON (1926) haben kurz darauf für *Coprinus fimetarius* (L.) FR., dasselbe gefunden. Erneute Prüfung von *Aleurodiscus polygonius* an Material, das von anderen Fundorten stammte als das ursprüngliche, ergab dann, dass auch bei diesem Pilz, wenngleich verhältnissmässig selten, alle 4 Genotypen in einer Tetrade vertreten sein können.

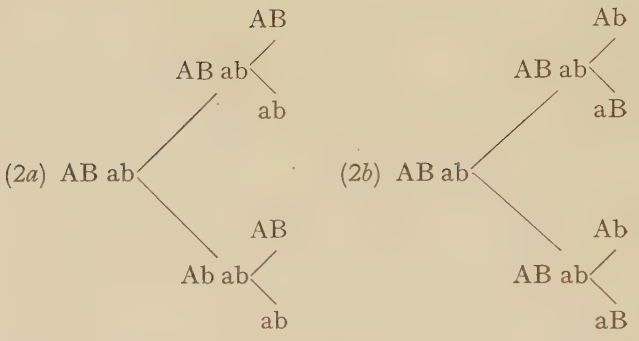
Wenn die zweite Reifungsteilung die Reduktionsteilung ist, dann ist im Gesamtergebnis natürlich auch wieder das Zahlenverhältnis der 4 Haplonten

1 AB : 1 ab : 1 Ab : 1 aB

zu erwarten. Die Spaltungserscheinungen verlaufen aber mannigfaltiger, denn es handelt sich um zwei Kerne, die gleichzeitig zur Reduktionsteilung schreiten, und wenn die Verteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen dem Zufall überlassen ist,

werden wir im Endresultat gleich häufig vier und zwei verschiedene Genotypen zu erwarten haben. Das geht ohne weiteres aus den nachfolgenden Schemata hervor:





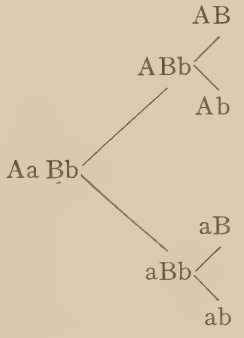
Das Zahlenverhältnis müsste sein:

(1): [(2a) + (2b)] = 1 : 1
(2a) : (2b) = 1 : 1
(1): (2a) : (2b) = 2 : 1 : 1

Ob es nun Hymenomyzeten gibt, bei denen dieses Zahlenverhältnis tatsächlich zutrifft, bei denen also angenommen werden darf, dass die Trennung der hier in Frage kommenden Faktoren ausschliesslich beim zweiten Teilungsschritt erfolgt, das ist eine Frage, die sich nach den bisher vorliegenden Untersuchungen noch nicht beantworten lässt. Es gehört begreiflicherweise ein ziemlich grosses und mühsam zu erlangendes Zahlenmaterial dazu, um sichere Schlüsse ziehen zu können. Funke und Hanna haben nur wenige Tetraden isoliert. Newton hat 47 Basidien analysiert und Zahlen

erhalten, die zu den theoretisch zu erwartenden gut stimmen. Sie hat sich die Mühe gemacht, nicht nur die Tetraden als solche zu isolieren, sondern gleichzeitig die Anordnung der 4 Sporen an der Basidie zu notieren, also festzustellen, welche Sporen nebeneinander, welche sich gegenüberlagen. BRUNSWIK (1926) verfügte über ein noch erheblich grösseres Material. Von 93 Tetraden ergaben 37 je 4 verschiedene Genotypen, die übrigen 56 je 2 × 2 untereinander gleiche. Von letzteren hatten wieder 29 in 2AB + 2ab und 27 in 2Ab + 2aB gespalten. Bei der Annahme, dass die zweite Teilung die Trennung der Faktoren bewirkt, wäre anstatt des Zahlenverhältnisses 37 : 29 : 27 zu erwarten gewesen: 46,50 : 23,25 : 23,25 = 2 : 1 : 1. Die Abweichung von dem theoretisch zu Erwartenden ist also ziemlich gross. Die gefundenen Zahlen nähern sich mehr dem Verhältnis 31 : 31 : 31 = 1 : 1 : 1, das BRUNSWIK auch als das tatsächlich vorhandene annimmt.

Sowohl NEWTON wie BRUNSWIK heben hervor, dass mit der Alternative: Reduktionsteilung beim ersten oder beim zweiten Teilungsschritt die Erklärungsmöglichkeiten nicht erschöpft sind. NEWTON erörtert 7 Wege, auf denen die Trennung der Faktoren zustande kommen könnte und hält für die wahrscheinlichste Erklärung ihrer Befunde die folgende: in 50% der Basidien erfolgt die Trennung der Faktoren so, dass die Sporen einer Tetrade paarweise gleich sind. In den anderen 50% tritt die Spaltung in der Weise ein, dass das eine Faktorenpaaar im ersten, das andere im zweiten Teilungsschritt getrennt wird. Das würde sich schematisch so darstellen:



Diese Folgerung gründet sich auf die gegenseitige Lage der Sporen auf der Basidie, die von NEWTON, wie schon erwähnt, festgestellt

wurde, und auf gewisse Voraussetzungen bezüglich der Beziehungen der 4 haploiden Kerne zu den 4 Sterigmen, durch die sie in die Sporen einwandern. In Ermanglung eigener zytologischer Untersuchungen an dem verwendeten Objekt (*Coprinus fimetarius* bezw. *C. lagopus*[1]) stützt sich die Verfasserin auf Beobachtungen M. Levine's (1913) an *Boletus*. Die Berechtigung dieses Analogieschlusses ist sehr fraglich. Ohne mit den zytologischen Tatsachen in Widerspruch zu kommen, lässt sich die ermittelte Verteilung der Sporen auch anders deuten. Da aber *Coprinus* erst genauer daraufhin untersucht werden muss, wäre es verfrüht, die Discussion hier weiter auszuspinnen. Ein plausibler Grund dafür, dass gerade in der einen Hälfte der Basidien eines Fruchtkörpers die Faktorentrennung anders verlaufen soll als in der anderen, ist vorläufig nicht einzusehen. Wenn, was mir nach den Ergebnissen bei *Aleurodiscus polygonius* wahrscheinlich erscheint, solche Verschiedenheiten tatsächlich vorkommen, so würde es wohl mehr einleuchten, dass sie irgendwie von Aussenbedingungen abhängen, also nicht in einem konstanten Zahlenverhältnis auftreten. Daher wird zunächst einmal an einem sehr grossen Material zu prüfen sein, ob überhaupt eine Erklärung auf einheitlicher Basis gegeben werden kann. Auch Brunswik, der ebenfalls verschiedene Deutungsmöglichkeiten erörtert, sucht nach einer einheitlichen Basis. Wie dem auch sei, wir müssen es vermeiden, unsere Vorstellungen von vornherein in ein Schema zu zwängen, das durch die vornehmlich an höheren Pflanzen gewonnenen Erfahrungen der Zytologen nahegelegt werden mag. Es ist zweifellos ein Verdienst von Brunswik und Newton, sich hiervon freigehalten zu haben. Tatsächlich gibt es, wie wir auch noch sehen werden, schon jetzt gewichtige Argumente für die Auffassung, dass in gewissen Fällen die Trennung der Allele einer Heterozygote nicht gleichzeitig erfolgt.

Wir wenden uns jetzt der Frage nach der Konstanz der besprochenen Faktoren zu. Eine Erscheinung, die weit verbreitet ist und sich wahrscheinlich bei genügend umfangreicher Untersuchung auch bei j e d e m getrenntgeschlechtigen Hymenomyzeten mehr oder weniger ausgeprägt finden wird, ist die verschieden starke sexuelle Reaktion (Affinität) geschlechtsverschiedener Haplonten aufeinander. Die Schnallenbildung setzt in gewissen Kombinationen schnell ein und ist

[1]) Brunswik's *Coprinus fimetarius* (L.) Fr. ist wahrscheinlich identisch mit Hanna's und Newton's *C. lagopus* Fr.

üppig, in anderen verläuft sie träge, ja es kommt vor, dass sie ganz ausbleibt, obwohl sie nach der genotypischen Beschaffenheit der aufeinander wirkenden Haplomyzelien zu erwarten wäre. Das habe ich bei *Schizophyllum* u. a. Arten beobachtet; andere Untersucher haben es bestätigt.

Wenn wir ein Myzel AB oder Ab nennen, so heisst das nicht, dass es mit jedem anderen Myzel der gleichen Formel in seinem geschlechtlichen Verhalten absolut übereinstimmen müsste. Nur bezüglich des Sinnes der Reaktion besteht Gleichheit, nicht aber bezüglich der Intensität der Reaktion. Wenn wir die Annahme machen, die oben begründet wurde, dass für eine sexuelle Reaktion etwa von A mit a oder von AB mit ab eine Verschiedenheit der Faktoren der miteinander reagierenden Haplonten die Voraussetzung ist, so dürfen wir wohl schliessen, dass die Intensität der Reaktion irgendwie mit der Grösse dieser Verschiedenheit zusammenhängt. Die einfachste, wenngleich bislang nicht exakt bewiesene Vorstellung ist nun die, dass die Verschiedenheiten quantitative sind. Ein gewisser minimaler Quantitätsunterschied der Faktoren wäre also nötig, damit zwei Myzelien aufeinander reagieren. Kommt diese Differenz dem geforderten Minimum sehr nahe, so werden die Reaktionen voraussichtlich träge sein; mit der Zunahme der Differenz werden sie lebhafter werden, vielleicht bis zu einem Optimum, von dem ab bei weiterer Zunahme wieder eine Abschwächung und schliesslich völliges Ausbleiben der Kopulation eintritt. Es ist nun möglich, dass die Faktoren gewissen Schwankungen ausgesetzt sind, und dass die arithmetischen Mittelwerte dieses Schwankungsbereiches bei verschiedenen Haplonten der gleichen Erbformel nicht völlig übereinstimmen. So liesse sich die verschiedene Affinität gleicher Genotypen gegenüber geschlechtsverschiedenen Teststämmen erklären. Es bedarf wohl keiner besonderen Betonung, dass es sich hier nur um eine Arbeitshypothese handelt, und dass man auch andere Erklärungsmöglichkeiten konstruieren kann. So läge die Annahme besonderer Fertilitätsgene, die die Auswirkung der Faktoren A, a, u.s.w. steigern könnten, im Bereich der Möglichkeit. Diese letzteren brauchten also an sich keinen Schwankungen zu unterliegen. Bei allen diesen Ueberlegungen darf ja nicht vergessen werden, dass es nicht die Erbfaktoren also solche sind, die die Kopulation einleiten, sondern die im morphologischen Bild nicht erkennbare Beschaffenheit der miteinander reagierenden Myzelien,

in denen sich die Wirkung der Faktoren äussert. Alles, was in diesen Entfaltungsmechanismus eingreift, wird also auch die sexuelle Reaktion beeinflussen können. So lässt sich auch begreifen, dass das Alter der Myzelien für die Reaktionsweise nicht immer belanglos ist. Beobachtet wurde, dass bei Kombination junger (erst vor kurzer Zeit aus der Basidiospore isolierter) Myzelien andere Ergebnisse erzielt werden als bei Kombination alter. Besonders BRUNSWIK (1924) berichtet über solche Erfahrungen an *Coprinus micaceus* (Durchbrechungs-kopulationen), die hier unter Hinweis auf die daran an andrer Stelle geknüpften Erörterungen (KNIEP 1928, 409 ff.) nicht näher diskutiert werden sollen. Wir müssen hier indessen nochmals auf das verschiedene Verhalten der geographischen Rassen zurückkommen. Auch bei den Formen, die nach dem Viererschema reagieren, hat sich in weitem Umfang gezeigt, dass Haplonten von Fruchtkörpern der gleichen Art, aber von verschiedenen Standorten, in allen Kombinationen miteinander fertil sind. Um nur zwei Beispiele auszuführen, so sei bemerkt, dass Haplomyzelien von *Schizophyllum commune*, die von 15 Früchtkörpern verschiedenener Herkunft stammten, sämtlich miteinander reagierten (KNIEP 1922, 1928), ebenso solche von 14 verschiedenen Fruchtkörpern von *Coprinus fimetarius* (BRUNSWIK 1924). Die Fundorte dieser Fruchtkörper lagen teilweise weit voneinander entfernt (in verschiedenen Erdteilen), teilweise aber nahe beisammen, z.B. in demselben Wald, nur wenige Schritte voneinander getrennt. Mehrfach wurde aber auch gefunden, dass Fruchtkörper, die in unmittelbarer Nachbarschaft (z.B. an demselben Baumstumpf) standen, gleiche genotypische Beschaffenheit hatten.

Experimentell lässt sich leicht dartun, dass die Fruchtkörper verschiedener Fundorte, deren p-Haplonten [1]) diese absolute Fertilität gegeneinander zeigen, genotypisch verschieden sind. Man stellt Bastarde von ihnen her, isoliert von den Bastardfruchtkörpern Sporen und kreuzt die daraus aufgezogenen f_1-Haplomyzelien mit den Haplonten der Ausgangsfruchtkörper (p) zurück. Haben wir zwei Ausgangsfruchtkörper von der genotypischen Konstitution Aa Bb und

---

[1]) Ich verwende hier und im Folgenden die jetzt üblichen Bezeichnungen: P-Generation = diploide Elterngeneration; p-Generation = die aus P hervorgegangenen Haplonten; F_1 = erste diploide Filialgeneration, entstanden durch Kopulation zweier p-Haplonten; f_1 = haploide Nachkommenschaft von F_1 u.s.w.

$A_1a_1B_1b_1$, so sind bei der Spaltung folgende 2 Tetraden zu erwarten:
I. AB; ab; Ab; aB II. A_1B_1; a_1b_1; A_1b_1; a_1B_1

Die aus einem Bastardfruchtkörper, der durch Kombination von AB mit A_1b_1 gewonnen worden war, herausgespaltenen Haplonten ergeben nun z.B. im Rückkreuzungsversuch folgendes Resultat (Tab. 6):

	1	2	3	4
AB	—	+	—	—
ab	+	+	+	+
Ab	—	+	—	+
aB	—	+	+	—
A_1B_1	+	—	+	—
a_1b_1	+	—	—	+
A_1b_1	+	—	—	—
a_1B_1	+	+	+	+

TABELLE 6

Die Haplonten ordneten sich, wie zu erwarten, in vier Gruppen (1, 2, 3, 4), deren Angehörige untereinander jeweils identisch waren. Die Tabelle zeigt die Reaktionen von Haplomyzelien dieser 4 Gruppen im Rückkreuzungsversuch. Daraus ergibt sich für die genotypische Konstitution der Haplomyzelien dieser 4 Gruppen ohne weiteres folgendes:

$1 = AB$ $3 = Ab_1$
$2 = A_1b_1$ $4 = A_1B$

1 und 2 sind die Ausgangstypen, 3 und 4 sind haplomiktische Neukombinationen.

Mehrfach angestellte Versuche dieser Art mit *Schizophyllum* lassen keinen Zweifel an der Richtigkeit und Eindeutigkeit dieses Ergebnisses.

Daraus, dass die Bastardfruchtkörper bei der Aufspaltung wieder das Viererschema ergeben, scheint nun hervorzugehen, dass die genotypische Verschiedenheit der geographischen Rassen auf multipler Allelomorphie beruht. In der Formulierung ist das bereits zum Ausdruck gekommen. Der Faktor A_1 tritt in allen 4 mög-

lichen Bastardierungen mit den Haplonten des Fruchtkörpers I stets an die Stelle von A oder a; er ist also in homologen Chromosomen lokalisiert; der andere Faktor, sei er B oder b, vertritt stets B_1 oder b_1. In der Nachkommenschaft eines Bastards können also Haplonten, die A und A_1 oder B und b_1 enthalten, nicht vorkommen. Die Verschiedenheit der geographischen Rassen beruht demnach nicht in der Entstehung neuer Gene oder in dem Wegfallen von Genen, sondern in Aenderungen vorhandener Gene, die wir uns der Einfachheit halber vorläufig auch hier als quantitative vorstellen wollen. Schon oben bei der Besprechung der Reaktionsintensität war von quantitativen Schwankungen der Gene die Rede. Dort handelte es sich aber um Aenderungen im Rahmen der gleichen Erbformel. Stellen wir uns nun vor, dass die Aenderung eines Faktors A soweit geht, dass Haplomyzelien mit diesem abgeänderten Faktor nicht nur (wie bisher) mit den Haplonten, die a enthalten, sondern auch mit denen, die das ursprüngliche A enthalten, reagieren, und dass diese Abänderung erblich übertragen wird, so haben wir eine Mutante im A-Faktor. Tritt dazu eine entsprechende Mutante im B-Faktor, dann haben wir ein Haplomyzel A_1B_1 das mit sämtlichen 4 Haplomyzelien AB, ab, Ab, aB reagieren muss. In dieser Weise kann man sich die genotypisch verschiedenen geographischen Rassen entstanden denken. Es gibt Hymenomyzeten, deren Genotypus sich in der Reinkultur ausserordentlich konstant hält, sowohl bei Vermehrung durch Myzelübertragung, wie auch beim Passieren der Zygote (in aufeinanderfolgenden Fruchtkörpergenerationen). Dazu gehört z.B. nach den Beobachtungen von Brunswik (1924) u. a. *Coprinus fimetarius* (L.) Fr. Gerade dieser Pilz tritt aber, wie wir sahen, in sehr vielen geographischen Rassen auf. In der Natur müssen also ziemlich häufig Genmutationen aufgetreten sein, und es spricht nichts dagegen, dass sie dort auch jetzt noch auftreten. Wenn sie in der Kultur bisher nicht (oder nur höchst selten) gefunden wurden, so liegt das entweder daran, dass dort die Bedingungen für das Mutieren nicht gegeben, oder dass die bisherigen Beobachtungen noch zu kurz und zu wenig umfangreich sind. Andere Arten zeigen die Mutationen auch in der Kultur. Sie wurden hier zuerst bei *Schizophyllum commune* nachgewiesen. (Kniep 1920, 1922, 1923), dann auch bei *Collybia velutipes* (Zattler 1924) und treten vielleicht in besonderer Häufigkeit bei *Coprinus radians* (Vandendries 1924), *Coprinus rostrupianus* (D. E.

NEWTON 1926) und *Coprinus micaceus* (VANDENDRIES 1927 I, II) auf. Wenn bei einer nach dem Zweierschema spaltenden Art (dazu gehören *Copr. radians* und *Copr. rostrupianus*, während die anderen eben genannten Arten dihybride Spaltung zeigen) der Faktor A in einer Zelle eines Haplomyzels in A_1 umschlägt, so ist Schnallenmyzel zu erwarten, da die Abkömmlinge dieser Zelle mit den nicht mutierten anderen Zellen reagieren werden. Anders bei den tetrapolaren (nach dem Viererschema spaltenden) Typus: hier ist die Mutation e i n e s Faktors im Haplomyzel nicht ohne weiteres erkennbar. Würde im Myzel AB ebenfalls A nach A_1 mutieren, so würde einer geschlechtlichen Reaktion der beiden jetzt vorhandenen Genotypen der ihnen gemeinsame Faktor B entgegenstehen. Die Mutation muss aber in der veränderten Reaktionsfähigkeit des Myzels zum Ausdruck kommen. Ein Myzel AB, das (wenn auch nur teilweise) in A_1B umgeschlagen ist, muss bei Prüfung gegen die 4 Teststämme AB, ab, Ab, aB mit den b e i d e n Haplonten, die b enthalten (also ab und Ab) reagieren, während AB nur mit ab reagiert. Freilich muss man, wenn man ein derartiges Ergebnis erhält, bei der Beurteilung sehr vorsichtig sein. Es muss natürlich absolut feststehen, dass das Myzel, das die Reaktion mit 2 Teststämmen zeigt, vorher ein e i n h e i t l i c h e s Haplomyzel war und nicht etwa ein Mischmyzel, bestehend aus zwei Haplonten von den Formel AB und aB, denn dieses müsste dasselbe Reaktionsergebnis vortäuschen wie A_1B. Bei Formen wie *Schizophyllum* und *Collybia velutipes*, die sehr kleine hyaline Sporen haben, ist die Isolierung einzelner Sporen und die völlig einwandfreie Gewinnung von Einzelspormyzelien sehr erschwert. In Plattengüssen kann es vorkommen, dass 2 Sporen nahe beieinander liegen und ein Mischmyzel ergeben. So erhält man bei diesem Isolierungsverfahren gelegentlich auch eimnal Schnallenmyzelien, die daher rühren, dass Sporen mit 2 ungleichen Faktoren (z.B. AB und ab) nahe beisammen gelegen haben. Bei Pilzen, die in der Haplophase stark zur Oidienbildung neigen, ist ferner mit der hierdurch gegebenen leichten Infektionsgefahr zu rechnen. Deshalb ist es erforderlich, zur Sicherstellung des Ergebnisses noch andere Wege einzuschlagen. Bei Formen, die nicht zur Fruchtkörperbildung zu bringen sind, kann man einzelne Zellen isolieren (z.B. Endzellen von Hyphen abschneiden) und daraus Myzelien aufziehen. Reagieren auch diese Myzelien dauernd in der zu fordernden Weise, dann ist die Mutation so gut wie sicher gestellt.

Freilich wird es, wenn das irgend möglich ist, immer gut sein, die Zygote zu prüfen. Man muss also das mutierte Haplomyzel (AB) mit einem anderen, z.B. ab kombinieren und die entstandene Diplophase zur Fruchtkörperbildung bringen. Die haploide Nachkommenschaft dieses Fruchtkörpers muss dann eine Aufspaltung in die 4 Genotypen A_1B, ab, A_1b, aB zeigen. Deren Reaktion gegenüber den Teststämmen AB, ab, Ab, aB zeigt Tabelle 7:

	A_1B	ab	A_1b	aB
AB	—	+	+	—
ab	+	—	—	—
Ab	+	—	—	+
aB	—	—	+	—

Tabelle 7

Bei *Schizophyllum*, dessen Mutationsfähigkeit wir hier zunächst behandeln wollen, sind nun Umschläge eines Faktors im Haplomyzel recht selten. Viele meiner Stämme sind seit Jahren völlig konstant. Noch seltener kommt es begreiflicherweise vor, dass ein Haplomyzel plötzlich zur Schnallenbildung übergeht. In diesem Falle müssten ja *beide* Faktoren mutiert haben, was freilich nicht in derselben Zelle und nicht gleichzeitig zu geschehen braucht. Trotzdem kann man nicht sagen, dass die Gen-Mutationen bei diesem Pilz besonders rar seien. Isoliert man Sporen von Fruchtkörpern, die synthetisch aus zwei Haplonten bekannter genotypischer Konstitution gewonnen worden sind, so beobachtet man bei der Kombination der Haplomyzelien, die aus diesen Sporen entstanden sind, ziemlich häufig Abweichungen vom normalen Viererschema im Sinne erhöhter Fertilität einzelner dieser Haplomyzelien. Sie reagieren nicht nur mit einer sondern mit z w e i Gruppen der anderen Haplomyzelien, was auf Mutation in einem Faktor beruht. An einigen Beispielen mag das erläutert werden (Tab. 8 und 9).

Auf die Zahl der „normalen" Haplonten bezogen ist die Zahl der mutierten Haplonten in den meisten Fällen freilich gering. Aus diesen Befunden lassen sich, wie mir scheint, gewisse Schlüsse über den Ort,

an dem die Mutation stattgefunden hat, ziehen. An und für sich bestehen folgende Möglichkeiten:

1. Eines der Haplomyzelien, die am Aufbau des Fruchtkörpers beteiligt sind, hat bereits vor der Kombination mit dem anderen in

		AB				ab			Ab		aB				A_1B	AB_1		ab_1
		11	12	14	16	2	6	7	13	15	3	4	9	10	1	8	17	5
AB	11	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
	12	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
	14	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
	16	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
ab	2	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—
	6	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—
	7	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—
Ab	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	+
	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	+
aB	3	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—
	4	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—
	9	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—
	10	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—
A_1B	1	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—
AB_1	8	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	—	—	+
	17	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	—	—	+
ab_1	5	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—

TABELLE 8. *Schizophyllum commune*
Reaktion von 17 Haplonten gegeneinander. Nr. 1, 8, 17 und 5 sind je in einem Faktor mutiert

einem Faktor mutiert. Dann wäre ein höherer Prozentsatz an Mutanten bei der Aufspaltung zu erwarten, eventuell ein reines Viererschema, in dem der ursprüngliche Faktor (A) durch den mutierten (A_1) ersetzt ist. Diese Möglichkeit lässt sich ohne weiteres dadurch ausschliessen, dass man die kombinierten Haplomyzelien auf ihre Konstanz prüft.

2. Die Mutation findet im Fruchtkörpergewebe statt. Auch dann wäre ein höherer Prozentsatz an Mutanten zu erwarten. Diese Möglichkeit lässt sich dadurch prüfen, dass man kleine Teile von Fruchtkörpergewebe isoliert, daraus Myzelien und neue Fruchtkörper auf-

zieht, die dann voraussichtlich teilweise den mutierten Faktor rein enthalten und abspalten würden.

3. Die Mutation findet in einzelnen Basidien bei den Reifeteilungen statt. Diese Annahme scheint mir am meisten für sich zu haben.

		AB					ab			Ab			aB		AB_1			aB_1	A_1b
		3	10	12	15	35	2	5	6	16	29	31	8	9	4	21	36	38	1
AB	3	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
	10	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
	12	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
	15	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
	35	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
ab	2	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—
	5	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—
	6	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—
Ab	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—
	29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—
	31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—
aB	8	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+
	9	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+
AB_1	4	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+
	21	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+
	36	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+
aB_1	38	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+
A_1b	1	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—

TABELLE 9. *Collybia velutipes*
Reaktion von 18 Haplonten gegeneinander. Nr. 4, 21, 36, 38, 1 sind in je einem Faktor mutiert (nach ZATTLER)

Die geringe Zahl der Mutanten in der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers wäre so leicht verständlich.

4. Die Mutation findet n a c h den Reifeteilungen in einzelnen Basidiosporen statt. Diese Möglichkeit lässt sich vorläufig nicht ausschliessen. Rein gefühlsmässig möchte ich sie für weniger wahrscheinlich halten als No. 3. Vielleicht gelingt es einmal durch Isolierung von Sporentetraden, wofür *Schizophyllum* wegen der ausserordentlichen Kleinheit der Basidien ein sehr ungünstiges Objekt ist, gewisse Anhaltspunkte für die Entscheidung zu gewinnen.

5. Die Mutation findet in den jungen f_1-Haplonten, also nach der Sporenkeimung statt. Da man die sexuelle Reaktion der Haplonten erst bestimmen kann, wenn sie ein gewisses Alter erreicht haben, ist a priori auch mit dieser Möglichkeit zu rechnen. Eine reine Mutante wird in diesem Falle aber nur dann zu erhalten sein, wenn alle Zellen des Keimlings von der genotypischen Aenderung ergriffen werden. Andernfalls müssten miktohaplontische Myzelien entstehen, d. h. solche, deren Zellen teilweise Kerne mit dem mutierten Faktor enthalten (A_1B), teilweise nicht mutiert sind (AB). Solche Miktohaplonten müssten sich nach Kombination mit anderen Haplomyzelien in der Nachkommenschaft verraten. In der Kombination des Miktohaplonten (AB + A_1B) mit ab sind die beiden Diplonten AaBb und A_1aBb zu erwarten. Es könnten dreierlei Fruchtkörper entstehen: 1) reine AaBb-Fruchtkörper, 2) reine A_1aBb-Fruchtkörper und 3) chimärenartige Fruchtkörper vom Charakter (AaBb + A_1aBb). Das Auftreten solcher Chimären ist bisher auf gemischten Diplomyzelien noch nicht beobachtet worden und wurde auch bei den hier in Frage kommenden Untersuchungen nicht beobachtet. Auch Fruchtkörper von der Formel 1), die die 4 Haplonten AB, ab, Ab und aB hätten abspalten müssen, traten nicht auf, vielmehr wurden bisher nur Fruchtkörper von der Formel A_1aBb nachgewiesen. Daraus ist also zu schliessen, dass nicht ein Miktohaplont sondern von vornherein der reine Haplont A_1B vorlag. Derlei Ergebnisse wurden in vielen Fällen, auch mit Mutationen im B-Faktor erhalten. Schematisch dargestellt nahmen die Versuche also folgenden Verlauf:

Haplont AB \
Haplont ab / Diplomyzel AaBb → Fruchtkörper AaBb → { AB (ca 25%), ab (ca 25%), Ab (ca 25%), aB (ca 25%), A_1B (vereinzelt) }

Haplont **A_1B** \
Haplont ab / Diplomyzel **A_1**aBb → Fruchtkörper **A_1**aBb → { **A_1B** (25%), ab (25%), **A_1**b (25%), aB (25%) }

Wir dürfen aus dem Vorstehenden für *Schizophyllum* folgenden Schluss ziehen: Die Konstanz der kopulationsbedingenden Faktoren

A, a, B, b ist in den Kulturen keine absolute. In vegetativen Haplomyzelien können diese Faktoren mutieren, doch sind solche Mutationen hier recht selten. Weit häufiger treten sei beim Durchgang durch normale (diploide) Fruchtkörper auf. Sie entstehen hier vermutlich während der Reifeteilung in den Basidien, möglicherweise auch in den (einkernigen) Basidiosporen. Verfügt man über eine solche Mutante, so kann man natürlich ihre Konstanz prüfen und finden, dass sie durch lange Generationen unverändert bleibt. Die Zahl der Generationen, auf die sich diese Versuche erstreckten, beträgt über 30. An der Erblichkeit dieser neuen Genotypen kann also nicht gezweifelt werden.

Treten in beiden Faktoren Mutationen auf, so kann man natürlich durch entsprechende Selektion und Synthese Diplonten gewinnen, die in zwei, drei oder allen vier Faktoren von den ursprünglichen Genotypen abweichen. Das Reaktionsbild, das in diesen Fällen bei Rückkreuzung mit den ursprünglichen Haplonten zu erwarten ist, braucht wohl nicht wiedergegeben zu werden. Es mag nur erwähnt sein, dass in einigen meiner Versuchsserien Diplonten, die aus Haplonten mit Mutanten im 𝔄-Faktor [1]) zusammengesetzt waren, beim Aufspalten zu Rückschlägen neigten. So traten z.B. in der Nachkommenschaft eines aus der Kombination $\mathbf{A}_1\mathrm{B} + \mathbf{a}_1\mathrm{b}$ gewonnenen Fruchtkörpers nicht nur die 4 zu erwartenden Haplonten ($\mathbf{A}_1\mathrm{B}$, $\mathbf{a}_1\mathrm{b}$), $\mathbf{A}_1\mathrm{b}$, $\mathbf{a}_1\mathrm{B}$) auf, sondern es kehrten auch die ursprünglichen Faktoren (A und a) wieder. Das führt zu Tabellen, die zunächst sehr unübersichtlich und nur nach Rekombination der einzelnen Haplonten mit zahlreichen Teststämmen deutbar sind [2]). In anderen Fällen spalteten d i e s e l b e n Mutanten immer wieder rein heraus. Der weitere Ausbau derartiger Versuche wird vielleicht einmal dazu führen, die Ursachen der Stabilität und Labilität der Gene aufzudecken, woraus sich für die Genetik und für die Stammesgeschichte wichtige Erkenntnisse ergeben könnten. Vorläufig wissen wir ja noch nicht einmal, wodurch die Mutationen zustandekommen und nennen sie deshalb „spontan".

[1]) 𝔄-Faktor bedeutet die Gesamtheit der Faktoren, die an der Stelle im Chromosom lokalisiert sind, wo A unf a liegen, also nicht nur A und a selbst sondern auch alle Abwandlungen von A und a, die inAnbetracht der weitgehenden multiplen Allelomorphie ja sehr zahlreich sind.

[2]) Näheres hieruber s. Kniep 1928, S. 417 ff.

Bemerkenswert sind auch gewisse Wirkungen einer „natürlichen Auslese", die sich in fortlaufenden Massenaussaaten beobachten lassen. Es kommt dabei vor, dass gewisse Mutanten in einer Generationenfolge ganz die Oberhand gewinnen und die „alten" Faktoren völlig verdrängen. Hierfür ein Beispiel. Ein aus zwei genetisch genau bekannten Haplonten verschiedener Herkunft (sie mögen als A_zB_z und A_eB_e bezeichnet werden) synthetisch hergestellter Diplont (F_1) ergab einen Fruchtkörper, von dessen Sporen 16 isoliert wurden. Unter den 16 daraus aufgezogenen Haplomyzelien (f_1) traten die zu erwartenden vier Typen in folgenden Zahlenverhältnis auf:

$$4\ A_zB_z : 4\ A_eB_e : 4\ A_zB_e : 3\ A_eB_z$$

Ein Haplont wich in seiner Reaktionsweise ab und wurde als eine Mutante im $\mathfrak{A}$-Faktor festgestellt: $\mathbf{A_{m1}}B_z$.

Die folgenden Generationen wurden nun in der Weise gewonnen, dass jeweils ein Fruchtkörper über Nährgelatine zum Streuen der Sporen gebracht und diese Massenaussaat von Sporen zur Weiterkultur verwendet wurde. Nebenher wurden Haplonten isoliert und analysiert, für die Weiterkultur wurde aber absichtlich keine künstliche Selektion getroffen.

Unter den f_5-Haplonten befand sich eine weitere Mutation im $\mathfrak{A}$-Faktor ($\mathbf{A_{m2}}$), ferner eine im $\mathfrak{B}$-Faktor ($\mathbf{B_{m1}}$). $\mathbf{A_{m1}}$ verschwand zeitweise, kehrte aber in f_3 wieder. $\mathbf{B_{m1}}$ hielt sich von f_5 ab in allen folgenden Generationen, während $\mathbf{A_{m2}}$, das zeitweise überwog, von f_9 ab nicht wiedergefunden wurde. Aus F_9 spalteten folgende 4 Haplonten (f_9):

$$A_zB_z,\ \mathbf{A_{m1}B_{m1}},\ A_z\mathbf{B_{m1}},\ \mathbf{A_{m1}}\ B_z$$

Diese Genotypen blieben bis zur 24. Generation (weiter wurde der Versuch nicht ausgedehnt) erhalten. Sie kehrten stets wieder, ohne dass etwas neues aufgetreten oder altes wiedergekehrt wäre. Der Vergleich mit dem Ausgangsmaterial zeigt also, dass A_e und B_e völlig eliminiert und durch $\mathbf{A_{m1}}$ und $\mathbf{B_{m1}}$ ersetzt worden sind [1]).

Erscheinungen, wie die geschilderten spielen sicher in der Natur eine grosse Rolle. Sie lassen nicht nur Schlüsse auf die Entstehung der geographischen Rassen zu, sondern geben auch zu der Vermutung Anlass, dass der Genotypus von *Schizophyllum* sich am gleichen

[1]) Ausführliche Versuchsdaten werden demnächst an anderer Stelle erscheinen.

Standort mit der Zeit ändern wird. Untersuchungen über diesem letzteren Punkt liegen leider noch nicht vor.

Wie oben schon erwähnt, wurden Aenderungen der kopulationsbedingenden Gene ausser bei *Schizophyllum* auch bei anderen Hymenomyceten beobachtet. Nach ZATTLER's (1924) Untersuchungen scheint sich *Collybia velutipes* ähnlich zu verhalten wie *Schizophyllum*, nur scheint hier die Neigung zur Mutabilität etwas grösser zu sein.

Erheblich häufiger sind spontane Veränderungen der sexuellen Reaktionsfähigkeit bei *Coprinus radians* DESM. (VANDENDRIES 1924, 1925), *Coprinus rostrupianus* HANS. (D. E. NEWTON 1926) und *Coprinus micaceus* (BULL.) FR. (VANDENDRIES 1927). Unter 56 Einsporkulturen von *Copr. radians*, die ursprünglich haploid waren und auf ihre sexuellen Reaktionen geprüft wurden (der Pilz reagiert nach dem Zweierschema), beobachtete VANDENDRIES nach einigen Wochen oder Monaten bei 39 (also bei nahezu 70%) spontane Umschläge zur Diplophase. In NEWTON's Kulturen von *Copr. rostrupianus* (ebenfalls nach dem Zweierschema reagierend) trat der gleiche Umschlag bei 14 von 25 Kulturen ein. Es handelt sich bei diesen monohybrid spaltenden Formen nur um die Abänderung eines Faktors. Kaum weniger häufig waren aber solche Uebergänge bei *Copr. micaceus*, der nach dem Viererschema reagiert. Hier müssen sich also jeweils zwei Faktoren geändert haben.

Ob nun bei diesen 3 Coprini, bei denen die Diplophasen spontan aus Haplomyzelien hervorgegangen sind, ebenfalls erbliche Gen-Aenderungen vorliegen, bedarf erst noch des exakten Beweises. Fruchtkörperanalysen dieser Diplophasen liegen weder bei *Coprinus radians* noch bei *Coprinus rostrupianus* vor. Bei *Copr. micaceus* hat VANDENDRIES (1927, I) eine solche Analyse durchgeführt. Die Spaltungsverhältnisse sind aber bei diesem Pilz oft durch Nebenerscheinungen kompliziert, die das reine Viererschema verwischen und in ihrer Natur noch nicht aufgeklärt sind. Daher lässt sich aus dieser Analyse noch kein klares Urteil gewinnen. Ein aus einem Haplomyzel hervorgegangener Diplont von *Schizophyllum* bildete in meinen Kulturen Fruchtkörper (F_1). Die daraus gewonnenen (f_2-)Haplonten ergaben bei der Prüfung mit Teststämmen das Neuauftreten eines Faktors, während der andere mutierte Faktor (a) mit einem Faktor der P-Generation übereinstimmte:

$$P = AaBb; f_1 = Ab; F_1 = Aa\mathbf{B_1}b$$

Es liegt kein Grund vor, das Auftreten des Faktors a in F_1 nicht auch als Mutation zu bezeichnen; er ist neu entstanden (aus A), wenngleich er bei den Vorfahren vorhanden ist. Mit BRUNSWIK (1926) kann man in einem solchen Falle von „In-sich-selbst-Mutation" reden.

Uebrigens besteht auch eine Möglichkeit, die Beschaffenheit eines solchen spontan entstandenen Diplomyzels festzustellen, auch wenn es nicht zur Fruchtkörperbildung zu bringen ist. Nach dem Vorgange von HARDER (1927) könnte man die Diplophase (Paarkernphase) in ihre Haplophasen auflösen. Versuche dieser Art sind aber noch nicht gemacht worden.

In ein anderes Kapitel gehören gewisse genotypische Verschiedenheiten von geographischen Rassen des *Copr. micaceus*, die VANDENDRIES (1927 I, II) neuerdings beschrieben hat. In eingehenden Untersuchungen an einem umfangreichen Material verschiedener Provenienz hat VANDENDRIES für diesen Pilz teilweise volle Fertilität standortverschiedener Haplomyzelien feststellen können. Zum Teil erwiesen sich aber die geprüften Haplonten verschiedener Herkunft gegeneinander steril, reagierten also nicht miteinander unter Bildung von Schnallenmyzel. Das Material stammte aus Belgien (Antwerpen, Berlaer, Löwen, Meerdael, Arlon), Holland (Wageningen), Luxemburg (Diekirch), Deutschland (Darmstadt, Berlin-Dahlem), Italien (Trente), Frankreich (Lyon), Kanada (Edmonton, Minaki, Ottawa, Winnipeg). Die Haplonten der belgischen Stämme waren fast alle gegeneinander fertil, ebenso die Haplonten zweier Fruchtkörper aus der Umgebung von Diekirch (I und II) und diejenigen zweier Fruchtkörper aus der Umgebung von Lyon. Das Material von Belgien und Diekirch I, II reagierte ausserdem positiv mit dem von Wageningen, nicht aber mit dem von einer dritten Isolierung aus der Umgebung Diekirchs (Diekirch III) und dem von Lyon und Trente. Haplonten von Fruchtkörpern sehr entfernter Standorte waren grösstenteils gegeneinander völlig steril, bildeten also bei Kombination k e i n e Schnallen. So reagierte das Material aus Belgien, Holland, Darmstadt und Lyon mit sämtlichen Stämmen aus Kanada negativ (teilweise unter Bildung von deutlichen Hemmungsräumen zwischen den aufeinander zuwachsenden Haplomyzelien), während das Material von Diekirch III, Berlin-Dahlem und Trente in Kombination mit denselben kanadischen Stämmen wenigstens teilweise Schnallen ergab. Tab. 10 gibt eine Uebersicht über die beobachteten Reaktionen.

	Be.	Ho.	Di. I. II.	Di. III.	Dst.	BD.	Ly.	Tr.	Ed.	Mi.	Wi.	Ot.[1])
Belgien		+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Holland	+		+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Diekirch I u. II	+	+		—	+	—	—	—	—	—	—	—
Diekirch III	—	—	—		—	+	—	—	+	+	—	—
Darmstadt	+	+	+	—		—	—	—	—	—	—	—
Berlin-Dahlem	—	—	—	+	—		—	—	±	—	—	—
Lyon	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—
Trente	—	—	—	—	—	—	—		—	—	±	±
Edmonton	—	—	—	+	—	±	—	—		+	—	—
Minaki	—	—	—	+	—	—	—	—	+		—	—
Winnipeg	—	—	—	—	—	—	—	±	—	—		±
Ottawa	—	—	—	—	—	—	—	±	—	—	±	

Tabelle 10. Übersicht über die Reaktionen der Haplonten verschiedener Herkunft von *Coprinus micaceus*. Die + Zeichen bedeuten, dass alle Haplonten eines Standorts mit allen des betr. anderen Standorts kopulieren (Schnallen bilden), die — Zeichen, dass in den betr. Kombinationen keine Schnallen auftreten; ± heisst: einige Haplonten vom einen Standort bilden mit einigen des anderen Schnallen, andere nicht.

Wenn wir alle bekannten Erscheinungen (also auch diejenigen Hymenomyzeten, bei denen bisher ausnahmslos eine völlige gegenseitige Fertilität standortfremder Haplonten beobachtet worden ist) berücksichtigen, so gelangen wir zunächst zu folgendem Ergebnis:

1) Zwei Haplomyzelien, die bei Kombination miteinander positiv reagieren (Schnallen bilden), können nicht identisch sein, da ja sonst jedes Myzel in sich auch Schnallen bilden müsste.

2) Bei den nach dem „Zweierschema" (monohybrid) spaltenden Formen findet Reaktion statt, wenn die Myzelien in einem Faktor verschieden sind; bei den nach dem „Viererschema" (dihybrid) spaltenden Formen muss Verschiedenheit in beiden Faktoren vorliegen. Verschiedenheit in nur einem Faktor führt in diesem Falle n i c h t zur Reaktion.

3) Die volle Fertilität der Haplonten zweier geographischer Ras-

[1]) Die Herkunftsorte sind in der oberen Horizontalreihe abgekürzt, in der linken Vertikalreihe ausgeschrieben.

sen gegeneinander erklärt sich am ungezwungensten durch die Annahme, dass die für die Kopulation massgebenden Faktoren der einen Rasse sämtlich verschieden sind von den entsprechenden Faktoren der anderen Rasse.

4) Für die Verschiedenheit gibt es verschiedene Stufen; die nächstliegende Annahme ist die, dass die Faktoren sich quantitativ unterscheiden. Daraus erklärt sich die Fertilität der Haplonten z a h l r e i c h e r geographischer Rassen gegeneinander.

5) Das völlige Versagen der Reaktion der Haplonten eines Fruchtkörpers gegenüber den Haplonten eines anderen Fruchtkörpers von einem entfernt gelegenen Standort, wie es bei *Coprinus micaceus* beobachtet worden ist, kann nicht darauf beruhen, dass diese Haplonten alle untereinander gleich sind. Das geht ohne Weiteres daraus hervor, dass die Haplomyzelien e i n e s Fruchtkörpers dem (reinen oder gestörten) Viererschema folgen, also, da sie teilweise miteinander reagieren, nicht alle untereinander übereinstimmen können. Es gibt also im Rahmen einer Art auch Haplomyzelien, die n i c h t miteinander reagieren, obwohl sie in b e i d e n Faktoren verschieden sind. Hier muss es sich natürlich um andere Verschiedenheiten handeln als die unter3) und 4) erwähnten. Wenn man nicht das Hineinspielen sekundärer Momente annehmen will [1]), so kann man von der Vorstellung ausgehen, dass positive Reaktionen nur dann stattfinden, wenn die Verschiedenheit der kopulationsbedingenden Faktoren innerhalb eines gewissen Grössenbereiches liegt. Wird dieser nach unten oder oben überschritten, so bleibt die Reaktion aus. Das Ausbleiben der Reaktion standortfremder Rassen des *Coprinus micaceus* würde darauf beruhen, dass die o b e r e Grenze überschritten ist. Sie gehört vermutlich in dasselbe Kapitel wie die Sterilität von

[1]) In einer mir nach Absendung des Manuskripts zugegangenen Mitteilung vertritt VANDENDRIES (1929) diese Annahme. Er geht von der Vorstellung aus, dass Faktoren existieren, die den kopulationsbedingenden Faktoren gewissermassen übergeordnet sind und in jedem Haplonten vertreten sein müssen. Sind sie g l e i c h, so kann Kopulation stattfinden, vorausgesetzt, dass die anderen Bedingungen (Ungleichheit der kopulationsbedingenden Faktoren) hierfür erfüllt sind. Sind sie u n g l e i c h, so wird die Kopulation verhindert. Diese Hypothese k a n n die bei *Coprinus micaceus* beobachteten Erscheinungen erklären, doch scheint mir das bisher bekannte Tatsachenmaterial noch nicht zu beweisen, dass sie die einzig mögliche Erklärung ist. Weitere Erörterungen muss ich auf eine spätere Gelegenheit verschieben.

Haplonten verschiedener, auch nahe verwandter Arten gegeneinander, die nach den bisherigen Untersuchungen bei den Hymenomyceten sehr weit verbreitet zu sein scheint [1]).

Zum Schluss wollen wir noch einer sehr merkwürdigen Erscheinung gedenken, die BRUNSWIK (1924) bei *Coprinus fimetarius* beobachtet hat.

Es liegt nahe, zu fragen, was eintritt, wenn man mehr als zwei Haplonten, die alle miteinander Schnallenmyzel ergeben — also Haplonten verschiedener geographischer Rassen — kombiniert. Treten dann alle theoretisch möglichen Diplonten in Gestalt von Fruchtkörpern auf oder besteht in dieser Beziehung eine Beschränkung derart, dass bestimmte Genotypen häufiger oder vielleicht ausschliesslich aufkommen? Wählt man ganz beliebige Haplonten (von denen aber natürlich bekannt sein muss, dass jeder einzelne mit jedem anderen sexuell reagiert), so wird man bei *Schizophyllum* und gewiss auch bei vielen anderen getrenntgeschlechtigen Formen in vielen Fällen eine solche Bevorzugung gewisser Gen-Kombinationen bei der Fruchtkörperbildung finden. Das kann einfach darauf beruhen, dass gewisse Haplontenkombinationen wohl diploides Myzel bilden, aber keine Früchtkörper erzeugen. Zahlreiche Erfahrungen haben gezeigt, dass die Fruchtkörperbildung bei den verschiedenen Genotypen durchaus nicht gleich schnell und gleich leicht zu erzielen ist. Viele Diplonten sind mit keinem Mittel dazu zu bewegen und bleiben völlig steril unter Bedingungen, unter denen andere reichlich fruktifizieren. Es spielen aber auch noch andere Momente mit. Ein interessanter Fall von Selektionswirkung in Kombination mehrerer Diplonten, die, einzeln kultiviert, alle fruktifizierten, ist von ZATTLER (1924, 465 ff.) beschrieben worden. Er wird uns später noch beschäftigen. Bei BRUNSWIKS (1924) Versuchen mit *Coprinus fimetarius* handelt es sich um folgendes: Drei, in beiden Faktoren verschiedene Haplomyzelien (A_1B_1, A_2B_2, A_3B_3) wurden zusammengeimpft. Nach den bisherigen

[1]) Die Versuche, Hymenomyzeten miteinander zu bastardieren, sind bisher fast alle fehlgeschlagen. Nur VANDENDRIES (1923) hat einmal bei Kombination zweier Haplonten von *Panaeolus campanulatus* L. und *P. fimicola* FR. ein schwachwüchsiges Schnallenmyzel erhalten, das bald einging. Da wir jetzt wissen, dass Schnallenmyzelien auch aus Haplomyzelien hervorgehen können, bleibt dieser Fall durchaus unsicher. Der Beweis wäre erst erbracht, wenn Fruchtkörper erhalten worden wären, die den Bastardcharakter deutlich erkennen lassen.

Erfahrungen waren in dieser Kombination folgende Diplonten zu erwarten:

I. $A_1A_2B_1B_2$, II. $A_1A_3B_1B_3$, III. $A_2A_3B_2B_3$

Die entsprechenden Fruchtkörper müssten bei der Aufspaltung nach dem Viererschema folgende Haplonten ergeben:

I:	II:	III:
A_1B_1	A_1B_1	A_2B_2
A_2B_2	A_3B_3	A_3B_3
A_1B_2	A_1B_3	A_2B_3
A_2B_1	A_3B_1	A_3B_2

Solche Fruchtkörper traten in den Kulturen auch auf. Ausserdem fanden sich aber Fruchtkörper, die zwar ebenfalls bei der Spaltung ein reines Viererschema ergaben, an der Zusammensetzung der 4 Haplonten waren aber Faktoren aller drei Haplomyzelien des Ausgangsmaterials beteiligt:

A_1B_1, A_2B_3, A_1B_3, A_2B_1 [1])

Ohne Kenntnis ihres Ursprunges würde man diesen Fruchtkörpern die Formel $A_1A_2B_1B_3$ zuschreiben und ihre Entstehung entweder auf eine Kombination von A_1B_1 mit A_2B_3 oder von A_1B_3 mit A_2B_1 zurückführen. Von diesen 4 Haplonten ist aber im Ausgangsmaterial nur der erste (A_1B_1) enthalten. Er wurde mit A_2B_2 und A_3B_3 kombiniert, und nach allen bisherigen Erfahrungen ist es sehr wenig wahrscheinlich, dass in den durcheinanderwachsenden Myzelien etwa durch Karyogamie und nachfolgende Reduktionsteilung Kerne mit den Faktoren A_2 und B_3 zustandekommen können. Mehr für sich hat die Annahme, dass triploide Fruchtkörper entstanden sind und bei der Reduktionsteilung der triploiden Kerne in der Basidie Kernsubstanz eliminiert worden ist. Hierüber müssen weitere Untersuchungen Klarheit schaffen. An der Richtigkeit der Brunswik'schen Beobachtungen ist nicht zu zweifeln, doch scheint die Erscheinung nicht sehr häufig zu sein und lässt sich jedenfalls nicht mit allen geographischen Rassen erzielen. Nachuntersuchungen mit zahlreichen Stämmen von

[1]) Um die Nomenklatur nicht zu komplizieren, habe ich andere Bezeichnungen gewählt als Brunswik. Aus folgender Zusammenstellung ist zu ersehen, wie sich meine Bezeichnungen mit denen Brunswik's decken:

A_1 = H	B_1 = (H)
A_2 = C	B_2 = (C)
A_3 = A	B_3 = (A)

Copr. fimetarius und *Schizophyllum commune* haben bisher keinen Erfolg gehabt.

b. Ustilaginales

Bei vielen *Ustilago*-Arten ist genotypische Geschlechtertrennung nachgewiesen. Die reife Brandspore ist in diesem Falle heterozygotisch; bei der Keimung erfolgt die Reduktionsteilung, und von den vier Zellen, die bei *Ustilago violacea, Ustilago Scabiosae, Ust. Avenae, Ust. Hordei, Ust. nuda* u. a. normalerweise das Promyzel (die Phragmobasidie) zusammensetzen, gehören zwei dem einen, zwei dem anderen Geschlecht an.

Der Nachweis der Zweigeschlechtigkeit gründet sich auf folgende Beobachtung (KNIEP 1919): isoliert man von *Ust. violacea* Sporidien und bringt sie zur Vermehrung (Sprossung), so zeigt sich, dass die Abkömmlinge eines Sporidiums niemals kopulieren. Wohl aber kann man Kopulationen (Verbindung zweier gleichgestalteter Sporidien durch einen Kopulationsschlauch) erhalten, wenn man Sporidien verschiedener Isolierungen unter geeigneten Bedingungen [1]) zusammenbringt. Sie treten in 50% der Fälle auf, und zwar auch dann, wenn man Sporidienkulturen verwendet, die auf e i n e Brandspore zurückgehen. In einer Brandspore sind also die Bedingungen für die Hervorbringung beider Geschlechter gegeben. Infiziert man eine Wirtspflanze mit einem Gemisch der beiden Sporidiensorten, so treten bei der Keimung der F_1-Brandsporen wieder die beiden gleichen Sporidiengestalten auf. Durch den Kopulationsakt gelangen die beiden geschlechtsverschiedenen Kerne in e i n e Zelle. Damit ist die Möglichkeit für die Entstehung des P a a r k e r n m y z e l s gegeben, das die Pflanze infiziert und durchwuchert, bis in den jungen Brandsporen die Karyogamie stattfindet [2]). Infektionen mit den Ab-

[1]) z.B. in einer dünnen Schicht schwach alkalischen Wassers.

[2]) Dass der Entwicklungsgang tatsächlich in dieser Weise verläuft, die Sporidienkopulation also ein s e x u e l l e r Vorgang ist und nicht als eine Anastomose vegetativer Zellen, wie sie z.B. bei Ascomyceten häufig vorkommt, aufgefasst werden darf, geht unzweideutig aus den später zu besprechenden Untersuchungen von V. GOLDSCHMIDT (1928) über Bastardierung von Spezialformen der *Ustilago violacea* hervor. Der Anschauung BREFELD's (der bekanntlich in der Sporidienkopulation eine vegetative Fusion sah), die neuerdings von verschiede-

kömmlingen e i n e s Sporidiums (Haploidinfektionen) sind bisher nicht gelungen [1]).

Die bei mehreren Hymenomyzeten festgestellte Fähigkeit, den ganzen Entwicklungsgang in der Haplophase durchzumachen, scheint also bei den Ustilagineen wenig verbreitet zu sein. Nach den bisher vorliegenden Beobachtungen kommt sie nur *Ust. Ischaemi* zu, deren Entwicklung nach Boss (1927) sowohl in der Kultur wie in der Natur in der Haplophase verläuft. Es fehlen also sowohl das Paarkernstadium wie die Kernverschmelzung in der Brandspore. Uebrigens ist *U. Ischaemi* ein Pilz, der k e i n e Sporidien bildet.

Dass tatsächlich genotypische Geschlechtertrennung vorliegt und bei der Reduktionsteilung die Aufspaltung in die beiden Genotypen (die A und a genannt werden mögen) stattfindet, lässt sich auf verschiedene Weise beweisen. Bei sporidienbildenden Formen wie z.B. *Ustilago violacea* kommt es nicht selten vor, dass bereits Promyzelzellen durch hufeisenförmige Kopulationsbrücken kopulieren. Sie müssen also schon geschlechtlich determiniert sein. Dickinson (1927) konnte bei *Ust levis* die 4 primären Sporidien (deren jede aus einer der 4 Promyzelzellen hervorsprosst) einzeln abnehmen und Kulturen davon anlegen. Es zeigte sich, dass stets zwei dieser Kulturen dem einen, zwei dem anderen Geschlecht zugehören. Die geschlechtliche Determiniertheit der Promyzelzellen lässt sich noch auf andere Weise zeigen. Wenn man Brandsporen von *Ustilago Hordei* in den ersten Keimungsstadien mit Sporidien e i n e s Geschlechts (z. B. A) des gleichen Pilzes zusammenbringt, so beobachtet man alsbald, dass diese Sporidien mit Promyzelzellen kopulieren. Es kopulieren nun in diesem Falle nie

---

nen Seiten wieder verfochten worden ist (Boss 1927, Laibach 1928), ist damit der Boden entzogen.

[1]) Es ist nicht ausgeschlossen, dass bei *Ustilago Maydis* Haploidinfektionen möglich sind. Die interessanten Beobachtungen von Stakman und Christensen (1927) lassen sich eventuell so deuten. Nach Infektion mit Sporidien aus gewissen Reinkulturen (M_2, M_3, M_4, M_7, M_9) traten vereinzelt Gallen auf, die Myzelien im Wirt waren schnallenlos. Infektion mit den Sporidiengemischen M2 + 7 ergab bei der Mehrzahl der Wirte Gallen; das Myzel hatte Schnallen. Die Sporidienkulturen (M_2, M_3 etc.) gingen nicht von e i n e m Sporidium aus, es könnte sich aber trotzdem in Analogie mit *Ust. violacea* f. *Dianthi deltoides* (s. S. 432) um haploide Kulturen gehandelt haben. Freilich sind auch andere Deutungen möglich, z.B. die Annahme mehrerer Gene für Spezialisierung, die nur in komplementärer Verbindung zu starker Infektion führen.

mehr als zwei Zellen eines Promyzels mit den A-Sporidien, während man bei Zugeben von A u n d a-Sporidien eine Verbindung von drei oder vier Promyzelzellen mit Sporidien beobachten kann (KNIEP 1926, 1928). Hieraus geht also hervor, dass zwei Promyzelzellen den Faktor a, die beiden anderen den Faktor A enthalten, und daraus ergibt sich ohne Weiteres, dass der Zygotenkern A und a enthält und das Allelomorphenpaar bei der Reduktionsteilung getrennt wird. Das lässt sich auch für Formen, die k e i n e Sporidien bilden sondern normalerweise die Diplophase nur durch hufeisenförmige Kopulationen von Promyzelzellen herstellen und dann sofort Paarkernmyzel erzeugen, nachweisen. Eine solche Form ist *Ustilago nuda*. Durch Zusammenbringen der Brandsporenkeimlinge mit Sporidien von *Ustilago Hordei* (oder *Ust. bromivora*) gelingt es auch hier, Kopulation von Promyzelzellen mit Sporidien zu erhalten und in gleicher Weise wie bei *Ust. Hordei* selbst zu zeigen, dass mit e i n e m Sporidiengeschlecht niemals mehr als zwei Promyzelzellen kopulieren, mit b e i d e n Sporidiengeschlechtern dagegen in günstigen Fällen drei oder alle vier.

Nicht bei allen *Ustilago*-Arten verläuft die Brandsporenkeimung so wie bei den eben erwähnten. Stark abweichend verhält sich z.B. *Ust. longissima*, bei der ebenfalls genotypische Geschlechtsverschiedenheit nachgewiesen ist. Hier kommt es nicht zur Bildung eines vierzelligen Promyzels. Der Keimschlauch schnürt sich an der Basis ein und gliedert eine Sporidie ab, und dieser Prozess kann sich noch mehrfach wiederholen. BAUCH (1923) konnte durch besondere Abfischversuche die erste und zweite Sporidie isolieren und feststellen, dass in deren Nachkommenschaft Kopulationen auftreten. Das beruht jedenfalls darauf, dass diese Sporidien von Anfang an zwei geschlechtverschiedene Kerne enthalten. Spätere Sporidien erwiesen sich stets als eingeschlechtig. Es spricht alles dafür, dass auch bei *Ust. longissima* die Geschlechtertrennung bei der Reduktionsteilung des diploiden Brandsporenkerns vollzogen wird. Der Ausfall des vierzelligen Promyzels macht nur die Verhältnisse etwas weniger durchsichtig.

Für die Frage, wie die Reduktionsteilung verläuft, d. h. ob nur der erste oder nur der zweite oder beide Teilungsschritte daran beteiligt sind, ist es wichtig zu wissen, wie die beiden Geschlechter auf die vier Promyzelzellen verteilt sind. Es gibt verschiedene Wege, das festzustellen. Die oben erwähnten Versuche, Sporidien mit Promyzelzellen

zur Kopulation zu bringen (bei *Ust. Hordei*) geben eine eindeutige Antwort. Es zeigt sich nämlich, dass j e d e der vier Promyzelzellen sowohl der Charakter des A-Geschlechts wie auch den des a-Geschlechts haben kann. Nie gehören mehr als zwei Promyzelzellen dem einen Geschlecht an, und deren Verteilung kann eine ganz beliebige sein.

Die Isolierung und Weiterzucht der primären Sporidien von *Ust. levis* führten Dickinson (1928) zu dem gleichen Ergebnis. Es ist damit also erwiesen, dass die sechs a priori möglichen Fälle der Verteilung der Geschlechter im Promyzel, die sich aus dem nachstehenden Schema ergeben, alle realisiert sind.

I.	II.	III.
A a	A a	A a
A a	a A	a A
a A	A a	a A
a A	a A	A a

Schematische Darstellung der 6 theoretisch möglichen Verteilungsarten der Geschlechter (A und a) auf die 4 Promyzelzellen von *Ustilago*.

Bestimmte Folgerungen über den Verlauf der Reduktionsteilung werden sich hieraus erst im Verein mit genauen zytologischen Untersuchungen ziehen lassen, die für die hier in Betracht kommenden Formen noch nicht in ausreichendem Masse durchgeführt worden sind. Bei der Kleinheit der Kerne erscheint es zwar vorläufig aussichtslos, genaue Chromosomenzählungen vorzunehmen und an der Hand dieser den Reduktionsvorgang zu verfolgen. Aber auch ohne das wird man aus den experimentellen Daten zu bestimmten Vorstellungen gelangen können, wenn der Verteilungsmodus der Kerne bekannt ist. Angenommen, die Produkte der e r s t e n Teilung des diploiden Brandsporenkerns würden durch eine Querwand getrennt und teilten sich dann in gesonderten Zellen weiter, so wäre es nach den oben mitgeteilten Befunden ausgeschlossen, dass die Trennung der Faktoren A und a durchgehends im ersten Teilungsschritt erfolgt. Dann wäre nur Verteilung nach dem Modus I des obigen Schemas, nicht aber nach II und III möglich. Anders, wenn zuerst alle 4 Kerne entstehen und die Querwände d a n n ausgebildet werden, wie das für einige Formen (*Ust. Scabiosae, Cintractia Montagnei*) angegeben wird. Vor der Wandbildung pflegen dann die Kerne in etwa gleichen Abständen in einer Reihe zu liegen, es ist aber nicht sicher, ob diese Lagerung

dem ursprünglichen Anlageort entspricht oder ob Kernwanderungen stattfinden. Wenn z.B. die beiden mittleren Kerne aneinander vorbeiwandern können, wie RAWITSCHER (1922) das für *Cintractia Montagnei* annimmt, dann wäre z.B. auch unter der Voraussetzung, dass die Trennung der Faktoren Aa im ersten Teilungsschritt vor sich geht, eine Verteilung nach dem Modus II möglich. Es bleibt also abzuwarten, was die zytologische Untersuchung ergibt. Nichtsdestoweniger dürfen wir es schon jetzt als wahrscheinlich ansehen, dass es n i c h t oder wenigstens nicht ausschliesslich der erste Teilungsschritt ist, der die Faktorentrennung bewirkt, das umso mehr, als wir später noch andere Argumente kennen lernen werden, die in diesem Sinne sprechen. An der erblichen Uebertragung der Faktoren A und a ist nach dem Vorstehenden nicht zu zweifeln. Sie spalten aus jeder Brandspore heraus; Klonenzuchten, die von einem Sporidium ausgehen, bleiben konstant eingeschlechtig.

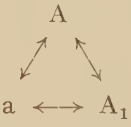
Morphologisch lassen sich die verschiedenen Geschlechter nicht charakterisieren. Dagegen sind in einzelnen Fällen physiologische Unterschiede nachgewiesen, die geschlechtsgebunden vererbt werden. Bei der Isolierung der Sporidien der auf *Dianthus deltoides* vorkommenden Spezialform des Antherenbrands (*Ustilago violacea*) durch Gelatineguss pflegen z.B. nur Sporidienkolonien des A-Geschlechts aufzutreten; a-Sporidien werden völlig in der Entwicklung unterdrückt. Auf Malzextrakt-Agar treten beide Geschlechter im normalen Zahlenverhältnis 1 : 1 auf. Die Unterdrückung wird durch Abbauprodukte von Einweisskörpern bewirkt (BAUCH 1922). Dass die Erscheinung erblich ist, geht schon daraus hervor, dass sie nach den bisherigen Erfahrungen unter geeigneten Bedingungen stets auftritt, also nicht etwa zufällig bei der Keimung einer oder der anderen Brandspore beobachtet worden ist.

Ueber andere sekundäre Geschlechtscharaktere, die sicher auch erblich sind, vergleiche man die Arbeit von BAUCH (1927).

Die Identifizierung der Geschlechter verschiedener *Ustilago*-Arten ist weitgehend möglich, weil die Bastardkombination von Sporidien innerhalb einzelner Gruppen der Gattung leicht gelingt. So lassen sich Sporidien aller bisher daraufhin geprüften diözischen netzsporigen Arten zur Kopulation bringen. Geht man also von dieser Art aus, deren beide Geschlechter man als A und a bezeichnet hat, und kombiniert damit planmässig Einsporidienkulturen beider Geschlechter mit

Einsporidienkulturen anderer Arten, so wird der Ausfall des Versuchs Aufschluss darüber geben, welche Einsporidienkultur einer anderen Art mit A, welche mit a identisch ist. Auch unter den glattsporigen Arten lassen sich solche Bastardierungen durchführen.

Bei ihnen kommt eine kleine Komplikation hinzu, die sich aus dem Auftreten mutmasslicher multipler Allelomorpher ergibt. Wir sind dieser Erscheinung schon bei der Hymenomyzeten begegnet (s. S. 413). Während sie dort weit verbreitet ist, ist sie bei den Ustilagineen offenbar viel seltener und bisher nur bei *Ustilago longissima* nachgewiesen. BAUCH (1923) fand, dass hier d r e i in ihrem sexuellen Verhalten verschiedene Typen vorkommen. Kombinationsversuche haben gezeigt, dass jede der 3 Sporidiensorten mit den b e i d e n anderen kopuliert. Wir können dieses Verhalten in einem Dreieckschema darstellen:



Aus e i n e r Brandspore spalten höchstwahrscheinlich immer nur zwei Sporidiensorten heraus, entweder A und a oder A und A_1 oder A_1 und a. Ob A_1 eine Abwandlung von A oder a ist, lässt sich nicht feststellen. Es ist aber sicher in dem Chromosom lokalisiert, das den 𝔄-Faktor enthält, an derselben Stelle, die von A oder a eingenommen wird.

Bei der Var. *macrospora* der *Ust. longissima* ist bisher diese multiple Allelomorphie nur ganz vereinzelt in der Natur gefunden worden (KÄMMERLING 1929); sie tritt vorwiegend in den Geschlechtsformen A_1 und a auf. Ebensowenig hat man bei anderen darauf untersuchten glattsporigen Arten mehr als 2 Geschlechtsformen entdecken können. Durch Bastardierungsversuche wurde aber ermittelt, dass das Allelomorphenpaar, von dem die Kopulation abhängt, nicht bei allen Arten das gleiche ist (KNIEP 1926). Bei *Ust. grandis* haben wir wie bei *Ust. longissima* var. *macrospora* das Faktorenpaar A_1a, bei *Ust. Avenae, Ust. bromivora, Ust. Hordei* und *Ust. perennans* dagegen A a. Zur Veranschaulichung der beobachteten Reaktionen diene das folgende Schema (Tab. 11), in das zugleich zur Ermöglichung des Vergleichs die ursprünglich von BAUCH verwendeten Bezeichnungen für die 3 Geschlechtsformen der *Ust. longissima* eingetragen worden sind.

		Ust. longissima			*Ust. longissima* var. *macrospora*	
Alte Bezeichnung: (nach BAUCH)		A	B	C	A	B
Neue Bezeichnung:		A′	a	A	A′	a
Ust. grandis (neue Bezeichnung)	A′	—	+	+	—	+
	a	+	—	+	+	—
Ust. Avenae	A	+	+	—	. [1]	. [1]
	a	+	—	+	. [1]	. [1]
Ust. bromivora	A	+	+	—	+	+
	a	+	—	+	+	—
Ust. Hordei	A	+	+	—	+	+
	a	+	—	+	+	—
Ust. perennans	A	+	+	—	+	+
	a	+	—	+	— [2]	—

TABELLE 11. Reaktion von *Ustilago longissima* und *Ust. long.* var. *macrospora* mit anderen glattsporigen Arten

c. Uredinales

Nach den interessanten Untersuchungen von CRAIGIE (1927, 1928) reihen sich auch die *Uredinales* den zahlreichen Pilzgruppen an, bei denen genotypische Geschlechtsverschiedenheit vorkommt. Die zytologischen Untersuchungen von SAPPIN-TROUFFY, BLACKMAN, CHRISTMAN u.v.a. geben uns über den Kernphasenwechsel Aufschluss. In der jungen Teleutospore kopulieren zwei Kerne. Der diploide Kern teilt sich unter Reduktion der Chromosomenzahl, die am Promycel (Basidie) entstehenden Sporidien (Basidiosporen) sind also haploid. Bei deren Keimung entsteht zuerst ein haploides Mycel, das die Wirtspflanze durchdringt und hier Pykniden (Spermogonien) erzeugt. Die Pyknosporen (Spermatien) sind ebenfalls haploid. Die Paarkernphase kommt bei der Aecidienbildung durch Kopulation zweier be-

[1]) nicht geprüft.

[2]) die hier zu erwartende Reaktion ist ausgeblieben.

nachbarter Zellen (Zytogamie) zustande und erhält sich von da ab über die Uredogeneration bis zur Teleutospore.

Auf die zahlreichen Abweichungen von Entwicklungsgang der sog. vollständigen *Uredinales*, die sich bei den Brachy-, Hemi-, Mikro- und Endo-Formen finden, braucht hier nicht eingegangen zu werden (vergl. darüber die zusammenfassenden Darstellungen bei GÄUMANN 1926 und KNIEP 1928). Beiläufig sei nur erwähnt, dass es auch Uredineen gibt, deren Entwicklung ganz in der Haplophase verläuft (z.B. *Endophyllum Euphorbiae silvaticae* f. *uninucleata* MOREAU).

Wenn genotypische Geschlechtsverschiedenheit vorliegt, so ist zu erwarten, dass zur Entstehung des Dikaryophyten (Paarkernphase) das Zusammenkommen zweier Haplomyzelien nötig ist, dass also die in der Aecidienanlage kopulierenden Zellen verschiedenen Haplonten angehören, die ihrerseits wieder auf verschiedene Sporidien zurückgehn. Von den 4 Sporidien eines Promyzels werden dann 2 dem einen, 2 dem andern Geschlecht angehören. Hierfür ist der Beweis zwar noch nicht unmittelbar erbracht, doch hat CRAIGIE für *Puccinia Helianthi* und *P. Graminis* zeigen können, dass aus einzelnen Sporidien nur (oder vorwiegend?) haploide Myzelien hervorgehn, die ausschliesslich Pykniden, nicht aber Aecidien bilden. *Puccinia coronata* CORDA und *P. pringsheimiana* KLEB. sowie eine *Gymnosporangium*-Art auf *Amelanchier alnifolia* verhalten sich wahrscheinlich ebenso. Voraussetzung für das Entstehen normaler Aecidien ist das Zusammenkommen zweier geschlechtsverschiedener (morphologisch, wie es scheint, nicht unterscheidbarer) Haplonten. Das kann in der Weise geschehn, dass zwei haploide Infektionspusteln, die je von einem (+) und (—) Sporidium herrühren, nahe beieinanderliegen und bei ihrer allmählichen Vergrösserung ineinanderwachsen. Dasselbe lässt sich durch Uebertragung des Pyknosporen enthaltenden Nektars von einer Pyknide auf die andere erreichen, ein Vorgang, der in der Natur durch Insekten und wohl auch durch über das Blatt sich ausbreitendes Regenwasser und Spritzwasser besorgt wird. CRAIGIE fand, dass sämtliche haploiden Pusteln zur Aecidienbildung (also in die Diplophase) übergingen, wenn er auf die einzelnen Pykniden ein Nektargemisch übertrug, das von 12 oder mehr Pykniden entnommen worden war. Da dieser Nektar mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit Pyknosporen beiderlei Geschlechts enthält, steht das Resultat mit dem, was theoretisch zu erwarten war, in bestem Einklang. Das-

selbe gilt für einen anderen Versuch, in dem der Nektar einer Pyknide auf mehrere andere übertragen wurde. Hier war die Zahl der gebildeten Aecidien viel geringer.

Freilich gingen auch in den mutmasslichen Haploidinfektionen häufig einige Pusteln zur Entwicklung von Aecidien über, die sich bei zytologischer Prüfung als diploid erwiesen. Man könnte an einen spontanen (mutativen) Geschlechtsumschlag denken, wie er bei einigen Hymenomyzeten beobachtet worden ist (s. S. 414). Doch spricht der Umstand, dass diese Aecidien in umso geringerer Zahl auftraten, je besser die Massregeln zur Vermeidung von Fehlerquellen (insbesondere Abhaltung von Insekten) waren, und dass Versuche mit völlig einwandfreier Methodik anscheinend noch nicht durchgeführt worden sind, dafür, dass auch diese Aecidien einem Zusammenkommen zweier Haplonten ihren Ursprung verdanken, eine Auffassung, der auch CRAIGIE in seiner neuesten Publikation zuneigt. Ungeachtet dessen und ungeachtet des weiteren Umstands, dass wir z. Zt. noch keine Vorstellung davon haben, was nach der Uebertragung von Pyknosporen eines Geschlechts auf Pykniden des anderen vor sich geht, dürfen die Versuche CRAIGIE's als Beweis dafür angesehen werden, dass bei den *Uredinales* genotypisch bedingte Getrenntgeschlechtigkeit vorkommt. Vielleicht ist sie sogar sehr verbreitet.

II. Vererbung vegetativer Charaktere

1. *Phycomycetes*

Was bei den Phycomyzeten über Vererbung vegetativer Charaktere bekannt ist, gründet sich auf die Untersuchungen von BURGEFF (1914, 1915, 1928) an *Phycomyces blakesleeanus*. Die erste Variante, die BURGEFF bei diesem Pilz als auf genotypischer Aenderung des Zellkerns beruhend erkannte und deren Erblichkeit er nachwies, war eine var. *piloboloides*, deshalb so genannt, weil der Sporangienträger dicht unterhalb des Sporangiums eine blasige Anschwellung zeigt (s. Abb. 7 und 8). Sie trat auf einem Einspormycel einer (+) Kultur auf, war aber nicht rein und liess sich auch nicht durch Fortpflanzung auf ungeschlechtlichem Wege (weder durch Myzelabstich noch durch Sporenaussaat) rein gewinnen. Sehr häufig traten „Rückschläge" zur normalen *blakesleeanus*-Form auf, die besonders nach Abimpfung von stark

eingetrockneten, scheinbar reinen *piloboloides*-Charakter zeigenden Kulturen sogar sehr stark überwogen. Nach BURGEFF's gut begründeter Auffassung beruht das darauf, dass die *piloboloides*-Myzelien ausser den mutierten Kernen stets auch unveränderte *blakesleeanus*-Kerne enthielten. Sie waren heterokaryotisch oder — in unsrer Bezeichnung — Miktohaplonten. Diese *blakesleeanus*-Kerne haben vermutlich höhere Widerstandskraft gegen Wasserentzug durch Trocknen; normalerweise scheint zwischen ihnen und den *piloboloides*-Kernen eine gewisse Bindung zu bestehn, die die „Reinigung" der *piloboloides*-Variante von *blakesleeanus* so erschwert. Nur einmal gelang es BURGEFF eine reine (homokaryotische = isohaplontische) Variante auf vegetativem Wege zu isolieren. Sie wich in der Beschaffenheit des subsporangialen „Kropfs" von dem ursprünglichen *piloboloides* dadurch ab, dass dieser etwas länger und schmaler war und wurde deshalb als *piloboloides-elongatus* bezeichnet.

ABB. 7 (nach BURGEFF). *Phycomyces blakesleeanus* mut. *piloboloides*.

ABB. 8 (nach BURGEFF). *Phycomyces blakesleeanus* mut. *piloboloides* mit cymös verzweigten Sporangienträgern.

Besseren Erfolg versprach von vornherein der sexuelle Weg, wenn es gelang, ein *piloboloides*-Kerne enthaltendes Myzel mit einem entgegengesetzt geschlechtigen Myzel der reinen *blakesleeanus*-Form zu bastardieren und in der Zygote einen *piloboloides*-Kern mit einem *blakesleeanus*-Kern zur Kopulation zu bringen. Die Ursporen des

Keimsporangiums von *Phycomyces* haben ja, wie wir früher sahen (S. 374) im Gegensatz zu den Sporen vegetativer Sporangien gewöhnlich nur einen Kern; wenn daher der *piloboloides*-Charakter auf einem Gen beruht, so werden bei der Spaltung entweder reine *piloboloides*- oder reine *blakesleeanus*-Sporen bezw. -Myzelien zu erwarten sein. In der Nachkommenschaft einzelner Zygoten (f_1-Generation) traten denn auch die theoretisch zu erwartenden 4 Genotypen auf: *blakesleeanus* (+), *blakesleeanus* (—), *piloboloides* (+), *piloboloides* (—). Darin liegt der Beweis dafür, dass sowohl der *blakesleeanus*- und *piloboloides*-Charakter wie auch die Geschlechter (+) und (—) genotypisch bedingt sind; und zwar muss es sich um zwei Allelomorphenpaare handeln, die unabhängig voneinander spalten, also in verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind. Sonst wäre ja ein Austausch von Faktoren, der hier z.B. zu der neuen Kombination *piloboloides* (—) geführt hat [1]), nur möglich, wenn crossing-over vorliegen würde, wofür aber keine Anhaltspunkte gegeben sind. Den Prüfstein, dass die so erhaltenen *piloboloides*-Myzelien wirklich rein waren, bildete die Verbindung von *piloboloides* (+) mit *piloboloides* (—). Die Zygote ergab bei der Keimung nur Aufspaltung in die beiden Geschlechter; sämtliche aus einzelnen Ursporen gezüchteten Myzelien hatten reinen *piloboloides*-Charakter.

Burgeff nennt Bastardzygoten, die 4 Genotypen ergeben bezw. Keimsporangien, die 4 Genotypen enthalten, t e t r a k r a t. Man hätte erwarten können, dass in Fällen wie dem eben geschilderten dieses Verhalten die Regel ist und die 4 Genotypen immer in dem angenäherten Zahlenverhältnis 1 : 1 : 1 : 1 auftreten würden. Es wurde aber oben bereits darauf hingewiesen, dass es ja bei *Phycomyces* nicht möglich ist, die primären Tetradenkerne (Gonen) zu fassen, sondern nur Descendenten von ihnen, die durch viele Kernteilungen von ihnen getrennt sind. Daraus ergibt sich, wie ebenfalls schon dargelegt wurde, dass das Auftreten des „mechanischen" Zahlenverhältnisses an ganz bestimmte Bedingungen geknüpft ist, die eben nur selten verwirklicht zu sein scheinen. Das früher erwähnte Auftreten von Haplomyzelien nur e i n e s Geschlechts in der Nachkommenschaft einer Zygote beweist das bereits. In dem hier erörterten Falle, in dem es sich um zwei Faktorenpaare handelt, wurden von Burgeff folgende Abweichungen beobachtet:

[1]) Gekreuzt wurde *piloboloides* (+) mit *blakesleeanus* (—).

1) T r i k r a t e Keimsporangien: von den 4 zu erwartenden Haplonten wurden nur 3 gefunden.

2) D i k r a t e Keimsporangien: von den 4 Haplonten treten nur 2 auf. Es kommen dabei zwei Fälle vor:

a) h e m i i s o d i k r a t e Keimsporangien: eine Elternform tritt in f_1 in beiden Geschlechtern auf, oder beide Elternformen (*blakesleeanus* und *piloboloides*) in demselben Geschlecht. Nennen wir mit BURGEFF die *blakesleeanus*-Form Ba, die *piloboloides*-Form ba, so ergeben sich in der f_1-Nachkommenschaft einer Zygote also:

entweder Ba (+) und Ba (—) bezw. ba (+) und ba(—).
oder Ba (+) und ba (+) bezw. Ba (—) und ba (—)

b) h e t e r o d i k r a t e Keimsporangien: Variante (*piloboloides*) und Stammform (*blakesleeanus*) treten in entgegengesetzten Geschlechtern auf, also Ba (+) und ba (—) oder Ba (—) und ba (+).

3) M o n o k r a t e Keimsporangien: alle Haplonten sind einander gleich, entsprechen also einem der 4 zu erwartenden Genotypen.

Neuerdings (1928) hat nun BURGEFF noch eine ganze Reihe anderer Mutanten gewonnen und in ausgedehnten Analysen ihre Erblichkeit bewiesen. Es handelt sich im wesentlichen um folgende:

1. Mut. *gracilis* (gra), ausgezeichnet durch Sporangienträger, die viel feiner als die der Stammform (*blakesleeanus*) sind und auch kleinere Sporangien haben. Auch die Sporen sind kleiner, die Keimmyzelien schmächtiger. Die Neigung zur Zygotenbildung der (+) und (—) Myzelien ist geschwächt, die Dornen, die an den Suspensoren entstehn, sind weniger verzweigt, die Zygoten selbst kleiner. In Bastardkombination mit anderen Rassen bleibt die Dornenbildung bei der *gracilis*-Komponente meist ganz aus.

2. Mut. *mucoroides* (muc). Noch schmächtiger als gra. Neigung zur Kopulation in homozygotischer (muc × muc) oder heterozygotischer Kombination (muc × andere Rasse) sehr gering. Dornenbildung bleibt ganz aus. Myzel auffallend graufilzig.

3. Mut. *arbusculus* (arb). Die Keimmyzelien sind sehr stark verzweigt und bleiben gegenüber normalen *blakesleeanus*-Myzelien in Längenwachstum sehr bald stark zurück (Abb. 9 und 10). Die Träger bilden häufig keine Sporangien sondern vertrocknen an der Spitze. Wenn Sporangien entstehn, so sind sie klein. Charakteristisch ist das Auftreten grosser, straff aufrechter Träger in Bündeln im Zentrum des Myzels; an der Peripherie werden nur kleine, sehr zarte Sporan-

gienträger gebildet, die aber auch Sporangien erzeugen können. Die Träger sind gewöhnlich wenig pigmentiert.

4. Mut. *pallens* (pal). Gekennzeichnet durch die schwache Pigmentierung der Sporangienträger, die in verschiedenen Nuancen auftritt. Ob und in wieweit hierbei Modifikationen vorliegen, ist noch unentschieden, es könnte auch Polymerie mitspielen. Der Pigmentmangel

Abb. 9 (nach Burgeff). Keimmyzelien der Mutante *Phycomyces blakesleeanus arbusculus* (gedrungenes Wachstum) neben einem Keimmyzelium des normalen *Phyc. blakesleeanus* (lockeres Wachstum); beides 30 Stunden nach der Keimung.

als solcher ist jedenfalls genotypisch bedingt. Formen mit dem Allelomorph Pal wie z.B. der normale *blakesleeanus* sind stark pigmentiert.

Auf die Entstehung der Mutationen soll erst später eingegangen werden. Wir begnügen uns vorläufig mit der Feststellung, dass sie im homokaryotischen Zustand, also als reine Isohaplonten vorgelegen haben, und besprechen zunächst die Ergebnisse einiger Kreuzungen.

1. Die *gracilis*-Form des *piloboloides* (ba gra) ergibt in homozygotischer Verbindung in der Nachkommenschaft, wie zu erwarten, reinen ba gra. Wird ba gra mit dem normalen piloboloides (ba Gra) gekreuzt, so erhält man in f_1 v i e r Typen:

ba gra (+), ba gra (—), ba Gra (+), ba Gra (—).

Abb. 10 (nach Burgeff). Keimmyzelium der Mutante *Phycomyces blakesleeanus arbusculus* (rechts unten) neben einem Keimmyzelium des normalen *Phyc. blakesleeanus*; beides 70 Stunden nach der Keimung.

Aus ba gra (+) × Ba Gra (—) (= normaler *blakesleeanus*) spalten:

ba gra, Ba Gra, ba Gra, Ba gra.

Die Geschlechter dieser 4 Typen wurden nicht geprüft; da die Faktoren für (+) und (—) unabhängig von den anderen spalten, wären 8 Formen zu erwarten.

Wichtig an dieser und vielen anderen Kreuzungen ist die Feststellung, dass die 4 f_1-Typen in der Nachkommenschaft e i n e r Zygote

auftreten. Auf die theoretische Konsequenz, die sich hieraus im Verein mit anderen Tatsachen ergibt, werden wir gleich zu sprechen kommen.

2. Mut. *mucoroides* ist, wie aus obiger Beschreibung hervorgeht, der *gracilis* in vieler Beziehung ähnlich. Aus folgender Kreuzung geht aber hervor, dass das Gen muc selbständig ist und in einem anderen Chromosom lokalisiert sein muss als gra:

ba muc Gra × ba Muc gra

ergab in der f_1-Nachkommenschaft ausser ba muc Gra und ba Muc gra auch ba muc gra und ba Muc Gra. Letztere beiden Typen, insbesondere der reine *piloboloides* (ba Muc Gra) [1]) würden unmöglich herausspalten können, wenn muc und gra Abwandlungen desselben Faktors, also Allelomorphe wären.

3. Mut. *arbusculus* (arb) des *blakesleeanus* (Ba arb) oder des *piloboloides* (ba arb) wurde u. a. mit normalem *piloboloides* (ba Arb) bezw. *blakesleeanus* (Ba Arb) gekreuzt, also:

Ba arb (—) × ba Arb (+)

und ba arb (+) × Ba Arb (—)

Da es sich um 3 Faktorenpaare handelt, waren in f_1 8 verschiedene Genotypen zu erwarten. Aus e i n e r Zygote spalteten höchstens 4 heraus.

Wir haben oben schon gesehn, dass die Sporangienträger von *arbusculus* gewöhnlich schwach pigmentiert sind. In der Nachkommenschaft gewisser Kreuzungen fand nun Burgeff eine stark pigmentierte Variante des *arbusculus*, die grosse, dunkle Sporangien erzeugt und deshalb *melas* genannt wurde. Sie wurde zu Kreuzungsversuchen verwendet, deren Deutung ursprünglich gewissen Schwierigkeiten begegnete. Wir wollen die Variante vorläufig mit Burgeff Ba arb mel nennen und die Kreuzung mit der Mut. *pallens* von *blakesleeanus* betrachten. Letztere enthält den Faktor pal. Die beiden Haplonten wären zu schreiben:

Ba arb mel Pal (+) und Ba Arb Mel pal (—).

Die sich ergebende Zygote würde also die Formel haben:

Ba Ba Arb arb Mel mel Pal pal (+) (—)

Da in 4 Faktorenpaaren Heterozygotie herrscht, müssten bei der Spaltung 16 (haploide) Genotypen resultieren, die sich in folgende 4 Gruppen ordnen lassen:

[1]) Die Bestimmung von ba muc gra dürfte nicht immer mit voller Sicherheit durchführbar sein.

1. Ba arb mel Pal (+)	Ba Arb Mel pal (—)
Ba arb mel Pal (—)	Ba Arb Mel pal (+)
2. Ba Arb mel pal (+)	Ba arb Mel Pal (+)
Ba Arb mel pal (—)	Ba arb Mel Pal (—)
3. Ba arb Mel pal (+)	Ba Arb mel Pal (—)
Ba arb Mel pal (—)	Ba Arb mel Pal (+)
4. Ba Arb Mel Pal (+)	Ba arb mel pal (—)
Ba Arb Mel Pal (—)	Ba arb mel pal (+)

Tatsächlich traten von diesen 4 Gruppen nur Nr 1 und 4, nicht aber 2 und 3 auf. Es waren also alle diejenigen ausgefallen, die entweder Arb mel oder arb Mel enthielten. Das liesse sich durch die Annahme strenger Koppelung von arb mit mel bezw. Arb mit Mel erklären.

Die beiden in Gruppe 1 zusammengefassten Typen stimmten mit den Elternmyzelien überein (*arbusculus melas* und *blakesleeanus pallens*), von den beiden anderen Typen der Gruppe 4 stimmte dagegen Ba Arb Mel Pal mit dem normalen *blakesleeanus* überein, während Ba arb mel pal reiner *arbusculus* war. Das liess die Vermutung aufkommen, dass die Faktoren Mel und mel gar nicht existieren, vielmehr mel = Pal und Mel = pal ist, sodass anstelle des ursprünglich angenommenen tetrahybriden nur ein trihybrider Bastard vorliegt. In der Tat hat ja der normale *blakesleeanus* pigmentierte Sporangienträger, während der normale *arbusculus pallens*-Charakter aufweist. Es ist mit dieser Annahme auch ohne Weiteres erklärt, dass aus der Zygote nur 8 Genotypen herausspalten, die nun zu schreiben wären:

Ba arb Pal (+) und (—): *arbusculus melas*
Ba Arb Pal (+) und (—) normaler *blakesleeanus*
Ba arb pal (+) und (—): normaler *arbusculus*
Ba Arb pal (+) und (—): *blakesleeanus pallens*.

Diese Deutung hat auch dadurch viel für sich, dass sie die Aufspaltung einer anderen Zygote ungezwungen erklärt. Es wurden kombiniert:

arbusculus melas (+) mit normalem *blakesleeanus* (—)

Die Spaltung war eine dihybride und ergab in f_1:

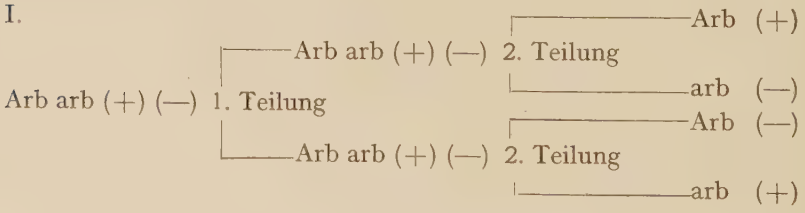
arbusculus melas (+),	*arbusculus melas* (—),
(Ba arb Pal)	(Ba arb Pal)
norm. *blakesleeanus* (+),	norm. *blakesleeanus* (—)
(Ba Arb Pal)	Ba Arb Pal

(Bei Einsetzung der Faktoren mel und Mel wäre die Zygote Ba Ba Arb arb Mel mel (+) (—) zu schreiben und trihybride Spaltung, also in f_1 8 Genotypen zu erwarten gewesen).

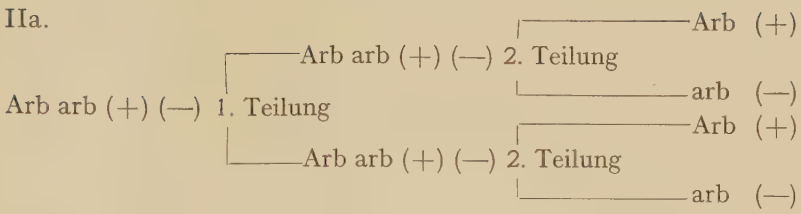
Wir wollen hier gleich eine wichtige Konsequenz einschalten, die sich aus der Aufspaltung bei Heterozygotie in drei Anlagepaaren [Arb arb Pal. pal (+) (—)] ergibt. Insgesamt traten, wie gesagt, die geforderten 8 f_1-Genotypen auf. Wurden aber die Sporen von Keimsporangien e i n z e l n e r Zygoten getrennt ausgesät, so überschritt die Zahl der verschiedenen Haplonten niemals vier.

Wäre das zytologische Verhalten des *Phycomyces* so, wie man es sich bisher vorstellte: Paarung zahlreicher geschlechtsverschiedener Kerne in der Zygote, später Karyogamie mindestens von einem grossen Teil dieser Paare und schliesslich Reduktionsteilung zahlreicher diploider Kerne — dann wäre nicht einzusehen, warum nicht in der f_1-Nachkommenschaft einer trihybriden Zygote mehr als 4, im Extrem alle 8 Genotypen vertreten sein sollten. Da das nie der Fall war, schliesst BURGEFF, dass nur e i n Zygotenkern reduziert wird. Dann können allerdings 4 Genotypen auch nur unter der Voraussetzung auftreten, dass die Trennung der Allelomorphen nicht oder mindestens nicht ausschliesslich beim ersten Teilungsschritt erfolgt. BURGEFF nimmt daher an, dass die zweite Teilung die eigentliche Reduktionsteilung ist (Postreduktion). Auf Grund dieser Voraussetzung müssen, wie das schon anderwärts (S. 407) auseinandergesetzt wurde, im Fall der Heterozygotie in z w e i Faktoren 50% der Zygoten bei der Aufspaltung vier verschiedene Genotypen ergeben (das wären die tetrakraten Zygoten in BURGEFF's Nomenklatur) (I), die anderen 50% (II) jeweils zwei verschiedene von verschiedenem Geschlecht (heterodikrate Zygoten), wobei zwei gleichwahrscheinliche Spaltungsmöglichkeiten gegeben sind (IIa und IIb). Das folgende Schema mag das für die Zygote Arb arb (+) (—) nochmals veranschaulichen:

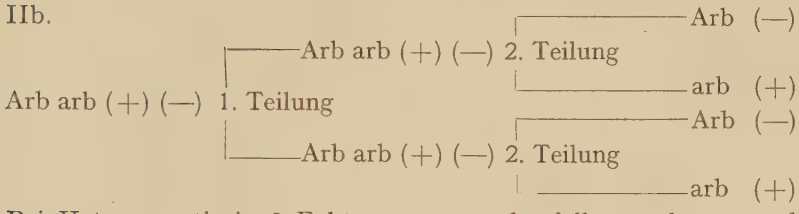
I.



IIa.



IIb.



Bei Heterozygotie in 3 Faktoren wären ebenfalls tetrakrates und heterodikrates Verhalten zu erwarten, das Zahlenverhältnis von I : II wäre aber hier nicht 1 : 1 sondern 3 : 1, und zwar ergeben sich für I sechs, für II vier verschiedene Spaltungsmodi. Für die Zygote Ba ba Arb arb (+) (—) wären die letzteren:

a) Ba arb (+) und ba Arb (—) (je zweimal pro Tetrade)
b) Ba arb (—) und ba Arb (+) („ „ „ „)
c) Ba Arb (+) und ba arb (—) („ „ „ „)
d) Ba Arb (—) und ba arb (+) („ „ „ „)

Bei tetrakratem Verhalten sind sonach folgende 6 Kombinationen möglich:

a + b, a + c, a + d, b + c, b + d, c + d,

deren jede doppelt so häufig auftreten muss wie die Tetraden der dikraten Zygoten. Daraus ergibt sich also das Zahlenverhältnis $2 \times 6 : 4 = 3 : 1$.

Diese Deutung bietet zunächst keinen Raum für das Auftreten trikrater. hemiisodikrater und monokrater Zygoten, (s. S. 439), die ebenfalls beobachtet wurden. BURGEFF nimmt an, dass in den trikraten und hemiisodikraten Zygoten, tatsächlich tetrakrate vorliegen, bei den monokraten in der Regel dikrate. Entweder sind die fehlenden Haplonten bei der Isolierung zufällig nicht erfasst worden, oder (wofür namentlich bei den hemiisodikraten und monokraten die grössere Wahrscheinlichkeit spricht), es handelt sich um einen tatsächlichen Ausfall oder mindestens eine verringerte Teilungsrate bestimmter Tetradenkerne. Dass solche Ausfälle nicht in den Bereich des Un-

wahrscheinlichen gehören, zeigen der oben erörterte Fall des *Mucor Mucedo* (s. S. 377) sowie viele analoge Erscheinungen bei Algen, Pteridophyten, Phanerogamen.

Es ist nicht zu leugnen, dass BURGEFF's Deutung viel für sich hat. Alle besprochenen Fälle liessen sich allerdings auch mit der Annahme erklären, dass jeweils in der Zygote z w e i diploide Kerne das Ausgangsmaterial bilden und beim e r s t e n Teilungsschritt reduziert werden. Nachdem sich aber bei anderen Pilzen (Ascomyzeten, Basidiomyceten s. S. 391, 407) der Nachweis hat erbringen lassen, dass die Trennung sämtlicher Faktorenpaare unmöglich im ersten Teilungsschritt erfolgen kann, hat die Annahme der Postreduktion an und für sich nichts Unwahrscheinliches. Sehen wir davon aber einmal ab, so bleiben noch einige Beobachtungen, deren Deutung weitere Hilfsannahmen erfordern. So z.B. die Aufspaltung von Zygoten, die aus der Kreuzung eines *arbusculus melas* [Ba arb Pal (+)] mit dem normalen *arbusculus* [Ba arb pal (—)] gewonnen waren.

In f_1 traten von einer Ausnahme abgesehn nur zwei Typen und zwar Ba arb Pal (+) und (—) auf; die *pallens*-Form war, wie die folgende Tabelle (12) zeigt, auf der die Analyse von 9 Zygoten wiedergegeben ist, eliminiert.

Zygote Nr.:	f_1-Haplonten			
	Ba arb Pal (+)	Ba arb pal (+)	Ba arb Pal (—)	Ba arb pal (—)
1.	11	0	5	0
2.	8	0	13	0
3.	6	0	10	0
4.	8	0	13	0
5.	9	0	12	0
6.	6	0	16	0
7.	11	0	7	1
8.	1	0	20	0
9.	0	0	22	0

TABELLE 12. Erklärung im Text

(In der Aufspaltung von Zygote 6 trat noch eine *arbusculus gracilis*-Variante auf, in der von Zygote 8 ein reiner *blakesleeanus*.)

Es ist auffallend und kann schwerlich auf einen Zufall beruhen,

dass unter 178 Haplonten nur 2 *pallens*-Individuen waren, während theoretisch 50% *pallens* zu erwarten gewesen wären. Reduktionsteilung im ersten Teilungsschritt und Degeneration eines der beiden ersten Kerne kommt nicht in Frage, da die beiden Haplontengruppen verschiedenen Geschlechts sind. In diesem Falle hätten ja monokrate Keimsporangien auftreten müssen, während sie tatsächlich hemiisodikrat (s. S. 439) sind. BURGEFF nimmt bei den Hemiisodikraten allgemein Spaltung in 4 Genotypen („genetisch tetrakrate Zygoten") an, und vermutet Ausfall zweier Haplontengruppen, denen ein Faktor gemeinsam ist. In dem hier erörterten Fall freilich müssten dann von 9 Zygoten mindestens 8 (vielleicht alle, da die monokrate Zygote Nr. 9 ebenfalls dazugehören könnte) tetrakrat sein, während theoretisch unter der Annahme der Postreduktion bei der Hälfte tetrakrates, bei der anderen Hälfte dikrates Verhalten zu erwarten gewesen wäre. Da das, wenn auch nicht unmöglich, so doch nicht sehr wahrscheinlich ist, neigt BURGEFF mehr zu der Annahme einer Konversion (s. WINKLER 1927) in dem Sinne, dass der Pal-Faktor den pal-Faktor in Pal verwandelt hat. Diese Vermutung lässt sich vorläufig durch analoge Vorkommnisse bei *Phycomyces* oder verwandten Formen nicht stützen, vielmehr ist sicher, dass in anderen heterozygotischen Kombinationen, die Pal und pal enthalten, eine solche Beeinflussung nicht oder wenigstens lange nicht in dem Masse stattfindet.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit scheint mir die zu sein, dass die Faktoren Pal und pal sich beim e r s t e n, (+) und (—) aber erst beim z w e i t e n Schritt der Reduktionsteilung trennen und von den ersten beiden Kernen derjenige, der pal enthält, jeweils zu Grunde geht.

Wie wir gleich sehen werden, m ü s s e n in diesem Falle die vier aus einer Zygote hervorgegangenen Komponenten einer Tetrade untereinander genotypisch verschieden sein. Das von BURGEFF als merkwürdig hervorgehobene Fehlen dikrater Zygoten wäre also bei dieser Erklärung zu f o r d e r n.

Dass solche Spaltungsvorgänge bei Pilzen tatsächlich vorzukommen scheinen, zeigen die später zu besprechenden Versuche von DICKINSON (1928) an *Ustilago levis* [1]).

BURGEFF (1928, 79) diskutiert auch die Möglichkeit der „Inter-

[1]) Bei tierischen Objekten sind derartige Erscheinungen schon seit längerem bekannt. Vgl. die Zusammenstellung bei BĚLAŘ (1928, 242).

ferenz" in der Reduktion zwischen Geschlecht und den übrigen „Merkmalen" ausführlich, ohne aber auf den hier erörterten Fall Bezug zu nehmen. Als Beispiel für diese „Interferenz" zitiert BURGEFF nur anmerkungsweise eine Beobachtung, die sich tatsächlich weder durch die Annahme, dass die Trennung aller Allele präreduktionell, noch dass sie postreduktionell erfolgt, erklären lässt. Es handelt sich um eine Zygote von der Formel:

Ba Ba Arb arb Pal pal (+) (—),

die folgende 4 Spaltprodukte ergab:

Ba arb Pal (—), Ba Arb pal (—), Ba Arb Pal (+), Ba arb pal(+)

Hier ist offenbar die Trennung der Faktoren für (+) und (—) im ersten, die der übrigen Faktoren im zweiten Teilungsschritt erfolgt. Der Fall liegt also gewissermassen reziprok zu dem oben besprochenen.

Derartige Erscheinungen lassen die Frage entstehn, inwieweit überhaupt mit der Alternative: Reduktion beim ersten oder beim zweiten Schritt der Reifeteilungen den tatsächlichen Verhältnissen Rechnung getragen wird. Da die zytologische Untersuchung bei den Pilzen in diesem Punkte versagt, sind wir ausschliesslich auf die genetische Tetradenanalyse [1]) angewiesen, und die zeigt uns in dem zuletzt besprochenen Fall, dass ausser der reinen Prae- und Postreduktion auch eine sog. gemischte Reduktion vorkommt. Nehmen wir parasyndetische Paarung homologer Chromosomen und deren Spaltung vor oder in der Metaphase der ersten Reifungsteilung, also Parallellagerung von 4 Chromosomen-Längshälften an, so ist die zunächst gegebene Deutung des eben erwähnten Falles die folgende: Die Zerlegung desjenigen Geminus, der den (+) - und (—) - Faktor enthält, erfolgt in der Weise, dass durch die erste Reifeteilung ganze homologe Chromosomen voneinander getrennt werden; diejenigen Gemini dagegen, die die Faktoren Arb arb bezw. Pal pal enthalten, trennen sich nach den „Aequationsspalten", d. h. die beiden Dyaden (gepaarten Chromosomenhälften), die in der Anaphase nach den Polen wandern, setzen sich aus den Längshälften je eines Chromosomenpartners zu-

[1]) Da der Ausdruck Tetrade mehrdeutig ist, sei hervorgehoben, dass hier unter Tetrade ausschliesslich die 4 haploiden Spaltprodukte einer Zygote (bezw. einer diploiden zur Reduktion schreitenden Zelle) verstanden werden. Für das, was die Zytologen Chromosomentetrade oder Tetrade schlechthin nennen, verwende ich, um Missverständnissen vorzubeugen, den Ausdruck Geminus.

sammen, wie das bei der normalen Mitose der Fall ist. Erst beim zweiten Teilungsschritt trennen sich dann diese genotypisch verschiedenen Spalthälften. Das folgende Schema zeigt das für den einfacheren Fall einer dihybriden Spaltung und bedarf wohl keiner nä-

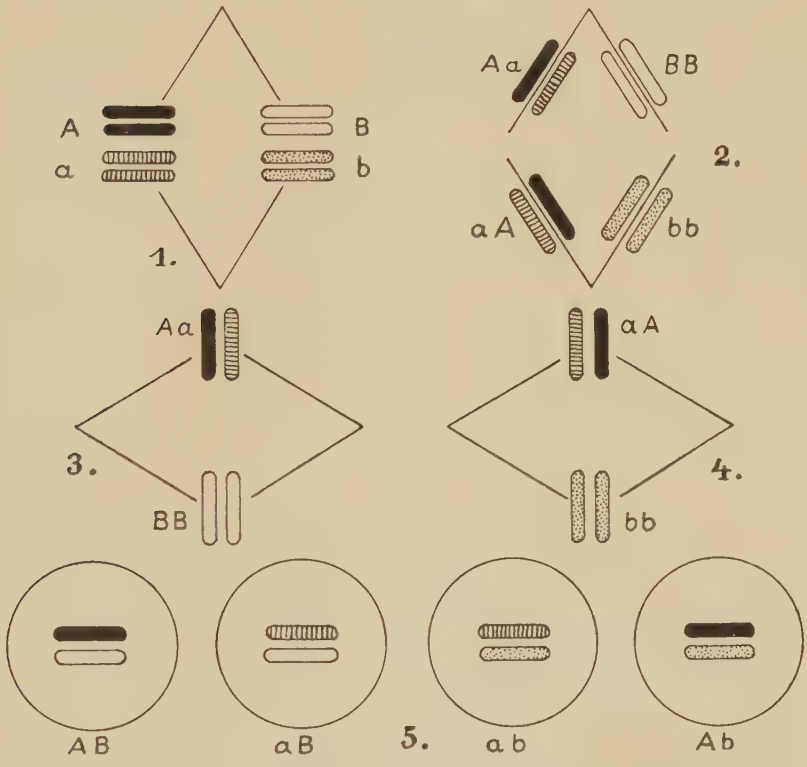


Abb. 11. Schematische Darstellung der Reduktionsteilung bei dihybrider Spaltung: Trennung der Faktoren Bb im ersten, Aa im zweiten Teilungsschritt. 1. Metaphase der ersten Teilung. Die Chromosomen A und a sowie B und b sind bereits längsgespalten. 2. Anaphase der ersten Teilung. AaBB und aAbb wandern nach je einem Pol 3. und 4. Metaphasen der zweiten Teilung. 5. Die 4 resultierenden haploiden Kerne.

heren Erläuterung. Die Allelomorphen B und b werden im ersten, A und a im zweiten Teilungsschritt getrennt.

Es mag erlaubt sein, hier ein paar Bemerkungen allgemeiner Art über die Tragweite der Schlüsse, die sich aus der genetischen Tetradenanalyse ziehen lassen, anzuschliessen. Wir sehen aus dem Schema,

dass bei Hyterozygotie in zwei, in verschiedenen Chromosomen lokalisierten Faktorenpaaren unter folgenden Bedingungen die Möglichkeit besteht, dass aus einer Zygote vier verschiedene Genotypen herausspalten:

1) wenn die erste Teilung bezüglich a l l e r Chromosomen als Aequationsteilung verläuft und die Trennung homologer Chromosomen erst beim zweiten Teilungsschritt erfolgt.

2) wenn die erste Teilung den einen Geminus in der Weise trennt, dass nach den beiden Polen je ein ganzes Chromosom (bezw. dessen beide Längshälften) wandert (B b), während der andere (A a) so aufgeteilt wird, dass eine Längshälfte vom einen und eine Längshälfte vom anderen Chromosom nach jedem Pol gelangt (Abb. 11).

Der Unterschied im Endergebnis von 1) und 2) ist folgender: Beim Spaltungsmodus 1) sind in 50% der Fälle zwei, in den anderen 50% vier verschiedene Genotypen bei einer Tetrade zu erwarten. Beim Spaltungsmodus 2) dagegen müssen die 4 Komponenten s ä m t l i c h e r Tetraden untereinander genotypisch verschieden sein. Ferner: Wenn bei 1) vier verschiedene Genotypen vorliegen, so ist deren Anordnung eine andere als bei 2).

Hieraus ergibt sich: finden wir bei der Tetradenanalyse neben 4 auch 2 verschiedene Genotypen, so ist der Modus 2) als alleiniger Spaltungsmodus ausgeschlossen. Er könnte aber n e b e n Modus 1) in Betracht kommen, wenn die Zahl der nach dem Viererschema spaltenden Zygoten beträchtlich grösser ist als nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwarten wäre. Wenn der Teilungsverlauf und die Anordnung der vier Tetradenkerne genau bekannt ist, und wenn bei der Isolierung der 4 haploiden Zygotenabkömmlinge diese Anordnung notiert werden kann, dann kann für j e d e Tetrade festgestellt werden, ob sie nach Modus 1) oder 2) entstanden ist. Voraussetzung dabei ist natürlich, dass keine Kerne degenerieren und die Aufzucht der 4 Haplonten möglich ist. Bei *Phycomyces* können diese Wege nicht beschritten werden, da ja diese primären Komponenten einer Tetrade hier garnicht fassbar sind, sondern nur Descendenten von ihnen, ausserdem in noch nicht zu übersehender Weise Ausfallerscheinungen und andere Unregelmässigkeiten mitspielen. Dagegen gibt es andere, weit günstigere Objekte, die sich für solche Versuche eignen. Davon jedoch später.

Wir wollen die trihybride Spaltung noch kurz ins Auge fassen. Hier

kann auch bei *Phycomyces* die genetische Analyse ziemlich viel leisten. Wenn die Trennung aller 3 Faktorenpaare Aa Bb Cc im zweiten Teilungsschritt vor sich geht, und die Spaltung erfolgt so, dass die Tetrade aus 4 verschiedenen Genotypen zusammengesetzt ist (was hier, wie S. 445 auseinandergesetzt wurde, in 75% der Fälle zu erwarten ist), so müssen sich die Komponenten einer Tetrade paarweise zur Ausgangszygote ergänzen. Es wird sich also z.B. eine Tetrade zusammensetzen aus:

ABC, abc und Abc, aBC

oder aus: ABc, abC und AbC, aBc u.s.w.

Wir wollen solche Komponentenpaare komplementäre Haplonten nennen. Treten sie ausschliesslich auf, so ist entweder Trennung aller Faktorenpaare im zweiten Teilungsschritt anzunehmen oder Trennung von zwei Paaren im ersten und von einem in zweiten Schritt (s. Abb. 12).

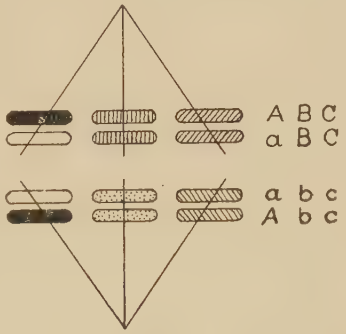


Abb. 12. Schematische Darstellung der Reduktionsteilung bei trihybrider Spaltung: Trennung der Faktoren Bb und Cc im ersten, Aa im zweiten Teilungsschritt Das Schema stellt nur einen der möglichen Fälle dar. Es können sich z.B. auch die 4 Haplonten ABc, aBc, AbC, abC ergeben.

Da im letzteren Falle nur tetrakrate Spaltung auftreten kann, lässt sich durch das genetische Experiment die Entscheidung treffen, auch ohne dass die Anordnung der Komponenten der einzelnen Tetraden bekannt ist. Bei ausschliesslich tetrakrater Spaltung und ausschliesslichem Auftreten komplementärer Komponenten (pro Tetrade) darf also auf Trennung eines Faktorenpaares im zweiten, der beiden anderen im ersten Teilungsschritt geschlossen werden.

Anders, wenn z.B. ein Faktorenpaar im ersten, die beiden anderen im zweiten Teilungsschritt getrennt werden (s. Abb. 13). Nehmen wir an, dieses eine Faktorenpaar sei Cc, dann kann z.B. folgendes Spaltungsergebnis eintreten:

AbC, aBC, ABc, abc [1])

[1]) S. Burgeff's oben (S. 448) besprochenen Versuch.

Hier sind zwar insgesamt alle Faktoren je zweimal vertreten, es gibt aber keine komplementären Haplontenpaare. Wie eine einfache Rechnung ergibt, ist zu erwarten, dass 50% der so entstandenen Tetraden aus je 2 komplementären Komponenten zusammengesetzt sind, die anderen 50% aus nicht komplementären.

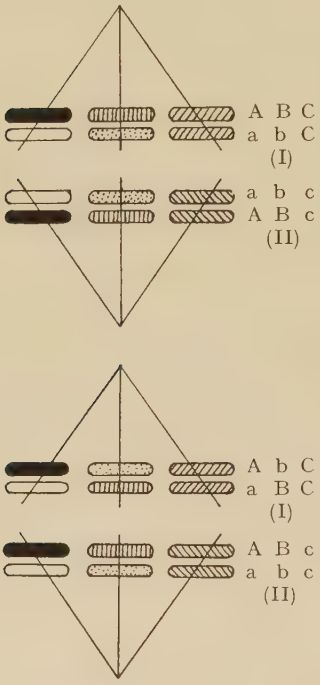


Abb. 13. Schematische Darstellung der Reduktionsteilung bei trihybrider Spaltung: die Faktoren Cc trennen sich beim ersten; Aa und Bb beim zweiten Teilungsschritt. Von 16 möglichen Fällen sind nur zwei dargestellt. Angenommen, die Trennung der Chromosomen geht beim zweiten Teilungsschritt so vor sich, dass die über dem Aequationsspalt liegenden univalenten Chromosomen in den einen, die darunter liegenden in den anderen haploiden Kern gelangen, dann ergeben sich aus dem oberen Schema die beiden Haplontenpaare ABC, abC (I) und abc, ABc (II). Ein Haplont von I ist jeweils komplementär zu einem von II. Aus dem unteren Schema ergeben sich unter der gleichen Voraussetzung: AbC, aBC (I) und ABc, abc (II). In diesem Falle gibt es keine komplementären Haplonten.

Zudem müssen auch bei diesem Spaltungsmodus aus jeder Tetrade vier verschiedene Genotypen hervorgehen. Für die Beurteilung der genetischen Analyse ergibt sich also:

Wenn ausschliesslich tetrakrate Spaltung gefunden wird und die Hälfte der Tetraden besteht aus Komponenten, die nicht paarweise komplementär sind, dann ist anzunehmen, dass die Trennung eines Faktorenpaares im ersten, die der beiden anderen im zweiten Teilungsschritt vollzogen wird.

Wir werden später Gelegenheit haben, auf diese Betrachtungen zurückzukommen. Hier interessiert uns zunächst nur ihre Anwendung

auf die Ergebnisse BURGEFF's an *Phycomyces*. Trotz der erheblichen Unsicherheiten, die sich aus dem Auftreten sog. monokrater und hemiisodikrater (s. S. 439) Zygoten ergeben, darf doch aus der grossen Anzahl heterodikrater (s. S. 439) Zygoten, die neben tetrakraten beobachtet wurden, geschlossen werden, dass Trennung s ä m t l i c h e r Faktorenpaare im zweiten Teilungsschritt bei *Phycomyces* die Regel ist. Das umsomehr, als die Forderung, dass in diesem Falle jede Tetrade aus zwei komplementären Komponentenpaaren besteht, erfüllt ist. Wir können also der Deutung, die BURGEFF seinen Versuchen gibt, ganz beipflichten und auch annehmen, dass die wenigen abweichenden Fälle, die er beobachtet hat, Ausnahmen sind, in denen gelegentlich ein anderer Spaltungsmodus zur Geltung gekommen ist.

Wir haben bisher nur von Haplonten gesprochen; *Phycomyces* hat aber nicht nur in der Zygote sondern wahrscheinlich auch im Keimsporangium eine Diplophase; wenigstens scheint aus den bisherigen zytologischen Untersuchungen BURGEFF's hervorzugehen, dass zahlreiche diploide Kerne [1]) in das Keimsporangium einwandern. Ausserdem darf wohl als feststehend angesehen werden, dass das Keimsporangium Plasma der beiden Elternmyzelien enthält, die am Aufbau der Zygote teilhaben. Bei Kreuzung derjenigen Varianten, die durch besonders gestaltete Sporangienträger charakterisiert sind, drängt sich daher die Frage auf, ob im Keimsporangium der Heterozygote Dominanzerscheinungen wahrzunehmen sind. Die Frage ist zweifellos zu bejahen, wenn auch die Verhältnisse ziemlich kompliziert liegen und eine befriedigende Erklärung noch nicht überall möglich ist. Es lässt sich nicht schlechthin sagen, der und der Faktor dominiert durchgehends über jenen, vielmehr hängt es oft von gewissen, teilweise noch ganz undurchsichtigen Bedingungen ab, ob die Dominanz erfolgt oder nicht. So wurde bei den Diplonten Ba ba vorwiegend Dominanz von Ba über ba gefunden, öfter aber auch das Umgekehrte, sogar bei Abkömmlingen derselben Kombination. Bei Homozygotie im *arbusculus*-Faktor dominiert ba regelmässig über Ba, also:

---

[1]) Von denen aber regelmässig nur einer (im Höchstfalle vielleicht zwei) zur Reduktionsteilung schreiten.

ba arb ——→ Ba arb [1])
dagegen ist: Ba Arb ——→ ba arb
und ba Arb ——→ Ba arb;
ferner wurde gefunden:
Ba arb pal ——→ Ba arb Pal
Ba Arb Pal ——→ Ba arb Pal
Ba arb Pal ——→ Ba Arb pal
Gra ——→ gra
muc ——→ Muc

Wir sehen also, dass sich eine allgemeine Gesetzmässigkeit vorläufig nicht erkennen lässt. Die Mutante ist zwar in der Mehrzahl der Fälle rezessiv gegen die Stammform, in der Zygote Muc muc aber z.B. dominant.

Wir haben uns nun noch kurz mit der Entstehung der Mutanten zu beschäftigen. Ueber die Entstehung der mut. *piloboloides* aus einem (+) Keimmyzel des *blakesleeanus* wurde oben (S. 436) schon berichtet. Die anderen, vorstehend besprochenen Mutanten entstanden nicht in der vegetativen Phase sondern traten nach Aussaat der Ursporen bestimmter Zygotenkeimlinge auf. Da die Ausgangsmyzelien, durch deren Verbindung die Zygote gewonnen worden war, genau bekannt waren und keinerlei Erscheinungen zeigten, die auf Mutation deuteten, so ist zu schliessen, dass die Entstehung der Mutation in der Zygote oder im Keimsporangium liegt. Die Tetradenanalyse gibt über Zeit und Ort der Entstehung einige weitere Aufschlüsse. Es zeigte sich nämlich, dass immer zwei Komponenten einer Tetrade mutiert waren, und zwar liessen sich hierbei zwei Fälle unterscheiden, die von BURGEFF als alternative und ambonative Mutation bezeichnet werden: Bei der alternativen Mutation ist je einer der beiden Haplonten, die bei der zweiten Reifungsteilung (Reduktionsteilung) entstehen, mutiert; bei der ambonativen Mutation sind dagegen beide Abkömmlinge des einen aus der ersten Reifeteilung hervorgegangenen Kerns mutiert, die beiden anderen nicht. Einige einfache Beispiele mögen das zeigen:

Alternative Mutation:
Ausgangsmyzelien (die zur Zygote kombiniert wurden): Ba (+) und ba (—).

[1]) Links vom Pfeil steht der jeweils dominante, rechts der jeweils rezessive Faktor.

Spaltprodukte z.B. Ba gra (+), ba Gra (—), ba gra (+), Ba Gra (—)

A m b o n a t i v e Mutation:

Ausgangsmyzelien: Ba (+), ba (—)

Spaltprodukte z.B. Ba arb (+), ba arb (—), Ba Arb (+), ba Arb (—)

Bei der alternativen Mutation ist Abänderung (oder Neubildung) eines Faktors in der Prophase der ersten Reifeteilung anzunehmen. Ihrer ursprünglichen Zusammensetzung nach ist die Zygote (in unserem Beispiel) in zwei Faktoren heterozygot, sie spaltet aber nach dem t r i hybriden Schema. Bei der ambonativen Mutation ist dagegen die Abänderung aller Wahrscheinlichkeit nach in die Zeit während oder kurz nach der ersten Reifeteilung zu verlegen.

Wir wollen hier der Frage nicht weiter nachgehen, welche Spaltungsprodukte in beiden Fällen theoretisch zu erwarten und tatsächlich aufgefunden worden sind. Das bisher untersuchte Material ist noch nicht so beschaffen, dass sich daraus bindende Schlüsse ziehen liessen. Die Prüfung einer einzelnen Tetrade gibt nicht ohne weiteres Aufschluss darüber, in welche der beiden Gruppen der betr. Versuch einzureihen ist, da bei alternativer Mutation t e i l w e i s e dieselben Spaltprodukte auftreten müssen wie bei ambonativer. Während aber bei dieser immer 4 verschiedene Genotypen zu erwarten sind, ist bei jener auch Auftreten von 2 gleichen Haplontenpaaren möglich.

Das besonders häufige Auftreten der *Phycomyces*-Mutanten in den Stadien, die den Uebergang von der Diplophase zur Haplophase bilden, findet ein Analogon in den Mutationen, die für die kopulationsbedingenden Faktoren der Hymenomyzeten (s. S. 417) nachgewiesen wurden. Auch hier konnte wahrscheinlich gemacht werden, dass während der Reifeteilung ein besonders labiles Stadium vorhanden ist. Sollte diese Erscheinung, wie es tatsächlich der Fall zu sein scheint (S. Demerec 1929 über *Drosophila virilis!*), eine weitere Verbreitung zeigen, so möchte ich glauben, dass sie geeignet sein könnte, auf die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung (die ja die Voraussetzung für die Reduktionsteilung ist) ein neues Licht zu werfen.

2. *Ascomycetes*

Vererbungserscheinungen bei Ascomyceten, die die vegetative Sphaere betreffen, sind bisher sehr wenig untersucht worden. Eingangs wurde schon der grossen Zahl augenscheinlicher Mutanten gedacht, die von verschiedenen Autoren beschrieben worden sind. Ihre

Stabilität wurde bisher aber nur bei ungeschlechtlicher Vermehrung geprüft. Mag man das Vererbung nennen oder nicht, wir haben unser Thema so eingeschränkt, dass wir nur das behandeln, was nachgewiesenermassen durch den Sexualakt übertragen wird.

Erfolgreiche Bastardierungsversuche, und zwar Artbastardierungen hat DODGE (1928) mit *Neurospora* durchgeführt. Er kreuzte die beiden Arten *N. sitophila* und *N. tetrasperma* und verfolgte ihr Verhalten bis zur F_3-Generation; auch Rückkreuzungen mit den Eltern wurden ausgeführt. Die Ergebnisse liessen sich noch nicht zahlenmässig darstellen, sodass nicht zu erkennen ist, ob eine Deutung auf rein mendelistischer Basis möglich ist. Manches scheint dafür zu sprechen, dass Komplikationen, wie sie bei Artbastarden höherer Pflanzen bekannt sind, auch hier vorkommen, insbesondere scheint mir die Mitwirkung plasmatischer Uebertragung nicht ausgeschlossen zu sein. Die hauptsächlichsten Unterschiede der beiden Arten sind folgende:

N. sitophila-Myzelien bilden auf Maismehlagar in grosser Menge lachsfarbene Konidien.

Unter gleichen Bedingungen ist die Konidienbildung bei *N. tetrasperma* viel spärlicher; die Färbe der Konidien heller.

Die Perithezien der *N. sitophila* haben einen Durchmesser von 250—350 μ, die der *N. tetrasperma* messen 200—275 μ.

Die Asci der *N. sitophila* enthalten 8 stark gerippte Sporen, die der *N. tetrasperma* sind gewöhnlich 4 sporig, die Sporen grösser und schwächer gerippt.

Der Sporenzahl im Ascus entspricht eine verschiedene Zahl primärer Sporenkerne. Die 8 Kerne des Ascus verteilen sich so, dass jede Spore der *N. sitophila* einen, jede der *N. tetrasperma* zwei (geschlechtsverschiedene) Kerne enthält. Die aus den *N. sitophila*-Sporen hervorgehenden Myzelien sind streng eingeschlechtig, die aus dem ursprünglich zweikernigen Sporen der *N. tetrasperma* hervorgehenden Myzelien sind Miktohaplonten und als solche zur Perithezienbildung befähigt (vgl. S. 393).

N. tetrasperma bildet nun nicht selten auch eingeschlechtige Myzelien aus Sporen, die ursprünglich einkernig sind. Solche wurden zu den Kreuzungsversuchen verwandt.

Die Perithezien der F_1-Generation glichen äusserlich im Grossen und Ganzen denen der *N. sitophila* (Dominanz?); in den Asci wurden

auch gewöhnlich 8 Sporen angelegt, doch kamen selten alle 8 zur vollen Entwicklung, was auf Unregelmässigkeiten bei den Reifeteilungen schliessen lässt. Die aus solchen Sporen aufgezogenen f_1-Myzelien zeigten ebenfalls in der Mehrzahl den *sitophila*-Typus, der besonders an der reichen Konidienbildung kenntlich ist. Nach Prüfung des Geschlechtes wurden unter diesen f_1-Myzelien zwei ausgewählt, die dem *sitophila*-Elter besonders ähnlich waren, und gekreuzt. Das Resultat waren Perithezien, deren Asci nunmehr mit grosser Regelmässigkeit 8 normale Sporen ausbildeten. Dasselbe Bild zeigte die F_3-Generation, sodass auf dem Wege der Selektion eine fast völlige Wiederherstellung des Elterntypus der *N. sitophila* erzielt werden konnte. Morphologisch waren keine Unterschiede wahrzunehmen, doch war die Fertilität in Bastardverbindungen mit den Ausgangsmyzelien der *N. tetrasperma* wesentlich erhöht.

Auch der *tetrasperma*-Typ wurde wiedergewonnen, doch bedurfte es hierzu Rückkreuzungen ausgewählter f_1-Myzelien mit reiner *N. tetrasperma*.

Die Zahl der Ascomyceten, deren geschlechtliche Fortpflanzung einigermassen genau untersucht ist, und deren Entwicklung wir in der Kultur beherrschen, ist leider noch eine sehr beschränkte. Wenn man erst einmal auf die Variabilität genauer achten wird, dann werden sich sicher auch innerhalb einzelner Arten zahlreiche erbliche Varianten und Spaltungserscheinungen nachweissen lassen. Die interessanten Versuche CAYLEY's (1923) an der in Reinkultur Perithezien bildenden *Diaporthe periciosa* MARCH. (Wachstumshemmung gewisser, aufeinander zuwachsender Myzelien) lassen vorläufig noch keine Deutung im mendelistischen Sinne zu.

3. *Hymenomycetes*

Die Vererbungsliteratur ist reich an Arbeiten, die sich mit der erblichen Uebertragung von Färbungserscheinungen wie Blütenfarbe, Färbung der Laubblätter und Samen beschäftigen, da es sich hier um besonders auffällige Merkmale handelt. Bei den Pilzen bot sich hierfür als geeignetes Objekt *Collybia velutipes*, deren Myzelien in Reinkultur verschiedene Nüancen von Braunfärbung erkennen lassen, gelegentlich auch rein weiss sind. In eingehenden Untersuchungen hat ZATTLER (1924) festgestellt, dass die Braunfärbung auf zwei Fak-

toren beruhen kann, die unabhängig voneinander mendeln. Er nennt sie R und V. RV-Myzelien (Haplonten oder diploide „Homozygoten") [1]) sind intensiv braun gefärbt; rv-Myzelien reinweiss; Rv-Myzelien sind hellbraun, während rV-Myzelien einen weissbräunlichen Ton haben. Der Faktor R bedingt intensivere Braunfärbung als der Faktor V, wie aus dem Vergleich von Rv und rV hervorgeht; in RV sind beide Wirkungen addiert, sodass die intensivste Färbung zustandekommt. Wir haben hier also den unmittelbaren Beweis für die von NILSSON-EHLE aus dem Verhalten diploider Organismen (Kornfarbe des Weizens) erschlossene Polymerie.

Als Belege seien ein paar Versuchsergebnisse ZATTLER's angeführt.

Kreuzung intensiv brauner Haplonten (RV) mit reinweissen (rv) ergab in f_1 alle 4 Typen (RV, rv, Rv, rV) in etwa gleichem Zahlenverhältnis.

Kreuzung intensiv brauner Haplonten mit ihresgleichen ergab einheitlich intensiv braune f_1-Haplonten.

Kreuzung intensiv brauner (RV) mit hellbraunen (Rv) oder weisslich-braunen (rV) Haplonten ergab in f_1 je zweierlei verschiedene Farbnuancen in etwa gleichem Zahlenverhältnis (RV und Rv bezw. RV und rV).

Homozygotisch reinweisse Fruchtkörper liessen sich nicht gewinnen. rv Myzelien entgegengesetzten Geschlechts ergaben zwar, miteinander kombiniert, reinweisses Schnallenmyzel, dasselbe fruktifizierte aber nicht. Es geht auch aus zahlreichen anderen Beobachtungen mit Sicherheit hervor, dass die Fruchtkörperbildung bei sehr vielen Pilzen (nicht nur Hymenomyzeten) nicht allein von bestimmten Aussenbedingungen abhängt, sondern auch von Genen [2]), und zwar scheint es, dass auch hier vielfach Polymerieerscheinungen hineinspielen, d.h. dass zur Entstehung eines Fruchtkörpers mehere Gene zusammenwirken müssen. Eine genauere Analyse ist noch nicht durchgeführt.

---

[1]) Der Ausdruck Homozygote ist, auf Myzelien bezogen, cum grano salis zu verstehen. Es handelt sich ja um die Paarkernphase; die eigentliche Zygote (Karyogamie) kommt erst in der Basidie zustande.

[2]) Vergl. besonders BRUNSWIK's (1924) Versuche mit Formen, die auch in der Haplophase Fruchtkörper bilden (*Coprinus fimetarius* (L) FR., *Copr. ephemerus* (BULL.) FR.).

Die Faktoren r und v sind vielleicht mit Faktoren gekoppelt, die einen hemmenden Einfluss auf die Fruchtkörperbildung ausüben.

In einer anderen Richtung zeigten sich indessen die Fruchtkörper einer faktoriellen Analyse zugänglich. (ZATTLER 1924). Bei vielen Arten unterliegt ihre Gestaltung einer hochgradigen Variabilität, die teilweise erblich bedingt ist. So wurden in gewissen Kulturen von *Schizophyllum* auf diploidem Myzel eigenartige knäuelförmige Fruchtkörper gefunden, die mehr oder weniger grosse, kompakte Knollen

ABB. 14 (nach ZATTLER). *Schizophyllum commune*
Reinkultur auf Brot mit knäuelformigen Fruchtkörpern.

darstellen, deren glatte oder schwach gefaltete Oberfläche vom Hymenium überzogen ist (abb. 14). Die für *Schizophyllum* so charakteristischen gespaltenen Lamellen fehlen vollständig. Sporenaussaaten von solchen Fruchtkörpern ergaben Myzelien, auf denen immer wieder die gleichen abnormen Bildungen auftraten. Die Erblichkeit der Knäuelbildung war also sichergestellt, es musste sich um eine bezüglich des oder der Faktoren, die die abnorme Gestalt bedingen, homozygotische Form handeln. Kreuzungen mit Formen, die normalgestaltete (ebenfalls homozygotische) Fruchtkörper (abb. 15) bildeten, ergaben nun in der F_1-Generation nur normale, in F_2 normale und Knäuel-

Fruchtkörper im Verhältnis 3 : 1. Normale Gestalt dominierte also über Knäuelform [1]); under den 75% normal gestalteten müssen $\frac{1}{3}$ homo-, $\frac{2}{3}$ heterozygotisch sein (also in F_3 wieder im Verhältnis 3 : 1 aufspalten), während die 25% Knäuelfruchtkörper eine konstante Nachkommenschaft ergeben müssen. Alle von ZATTLER ausgeführten Analysen bestätigen diese Annahme.

ABB. 15 (nach ZATTLER). *Schizophyllum commune*
Reinkultur auf Brot mit normalen Fruchtkörpern.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen führten Versuche BRUNSWIK's (1924) mit *Coprinus ephemerus* (BULL.) FR.. Die von einem diploiden Fruchtkörper abstammenden Haplonten zeigten in Reinkultur starke Neigung zur Bildung haploider Fruchtkörper, die in zwei verschiedenen Formen auftraten: etwa die Hälfte der Haplonten (N-Typus) bildete gestielte Hüte, die im Jugendstadium mit den normalen, didloiden Fruchtkörpern übereinstimmten, häufig aber frühzeitig in der Entwicklung stehen blieben; wenn es zur Aufspannung der Hüte kam, so wurden entweder gar keine oder nur ganz wenige reife Sporen erzeugt. Auf den anderen Haplomyzelien (n-Typus) entwickelten sich eigentüm-

[1]) Es ist nicht ganz unwichtig, dass diese Dominanz hier in der Paarkernphase auftritt. Diploide Kerne sind also nicht nötig, damit sie zur Geltung kommt. Es genügt, dass zwei genotypisch verschiedene haploide Kerne in einer Zelle zusammen sind.

liche koralloide Fruchtkörper, teratologisch modifizierte Stiele, die äusserlich gewissen *Clavarien* glichen. Sie waren stets völlig steril, wodurch die Erbanalyse naturgemäss erschwert wurde. Es liess sich aber zeigen, dass aus der Kreuzung geschlechtsverschiedener Haplonten des N-Typus [1]) ausschliesslich wieder Haplonten des N-Typus herausspalteten. Die F_1-Generation bildet normale Fruchtkörper. Kombination geschlechtsverschiedener Haplonten des n-Typus ergab nur koralloide Fruchtkörper, während die heterozygotische Kombination Nn in F_1 (Diplophase) normale Fruchtkörper bildete, nach der Aufspaltung (f_1) aber Haplonten von N- und n-Typus in gleicher Zahl ergab. Es handelt sich also auch hier um monohybride Spaltung und um Dominanz von N über n.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass die nähere Beschäftigung mit anderen Hymenomyzeten noch viele ähnliche Fälle erblicher Verschiedenheit aufdecken wird. Die genaue Untersuchung zahlreicher unter gleichen Bedingungen wachsender Haplonten derselben Species ergibt meistens Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit, dem Verzweigungsmodus u. a., die sicher auf genotypische Verschiedenheiten zurückgehen. Hierher gehören z.B. die von Brunswik (1924) bei *Coprinus Friesii* Quél. beobachteten, im Wachstum stark gehemmten Keimmyzelien, die in der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers zusammen mit schnellwüchsigen im Verhältnis 1 : 1 auftraten. Die Erbanalyse steht in allen diesen Fällen noch aus, weshalb wir auf eine eingehendere Besprechung verzichten können.

4. *Ustilaginales*

Artkreuzungen mit Brandpilzen, d.h. die Kopulation verschiedener Sporidien entgegengesetzten Geschlechtes, gelingen leicht (Kniep 1926); es ist aber bisher noch nicht gelungen, diese Kopulationsprodukte bis zur Brandsporenbildung zu bringen. Infektionsverusche, die in dieser Richtung mit *Ustilago Avenae* × *Ust. Hordei* und *Ust. Avenae* × *Ust. bromivora* auf *Avena sativa* als Wirt gemacht wurden, ergaben bisher kein positives Resultat. Dickinson (1927) hat von *Ust. levis* und *Ust. Hordei* Bastardmyzel erhalten, das in den Wirt (*Avena sativa*) eindrang. Ob es aber in diesem Falle zum Durch-

[1]) Der Pilz ist getrenntgeschlechtlich nach dem „Zweierschema".

wuchern des Wirts und zur Brandsporenbildung kommt, steht noch nicht fest. Dagegen hat man mit Rassenbastarden Erfolge gehabt.

KÄMMERLING (1929) bastardierte *Ustilago longissima* mit *Ust. longissima* var. *macrospora* durch Kombination geschlechtsverschiedener Sporidien (A-Sporidien von *longissima* + a-Sporidien von *macrospora* oder A-Sporidien von *longissima* + A_1-Sporidien von *macrospora* [1]) und konnte mit diesen Bastarden *Glyceria plicata* infizieren. Die Brandsporen des Bastards (Diplophase) glichen in der Färbung etwa denen der *macrospora* (sind also dunkler als die der *longissima*), in der Grösse waren sie intermediär (Durchmesser 5—6 μ, während die Brandsporen von *longissima* 4—5 μ, die von *macrospora* 6—8 μ messen). Das Auftreten vieler steriler Sporen sowie Verschiedenheiten im Keimungsmodus deuten auf Störungen bezw. plasmatische Einflüsse.

Andere Bastardierungsversuche gingen vom Spezialisierungsproblem aus. ZILLIG (1921) hat gezeigt, dass der Antherenbrand (*Ustilago violacea*) weitgehend spezialisiert ist, d.h. in zahlreiche biologische Rassen (Spezialformen) zerfällt, die nur bestimmte Caryophyllaceen befallen. Teilweise zeigen sich bei diesen Formen auch morphologische Unterschiede im Keimungsbild. Die Annahme, dass diese Spezialisierung auf erblichen Unterschieden der Spezialformen beruht, wird durch den Umstand nahegelegt, dass sich die Eigenschaft, einen Wirt oder eine begrenzte Zahl von Wirtsarten zu befallen, offenbar durch die Zygote erhält. Die Untersuchungen von V. GOLDSCHMIDT (1928) liefern den Beweis für ihre genotypische Bedingtheit.

Für den Gang der Untersuchungen war zunächst die Feststellung wichtig, dass Infektion mit e i n e r Sporidiensorte (Haploideninfektion) der *Ustilago violacea* nicht gelingt, wenigstens kommt es nicht zur Brandsporenbildung. Es wurden nun Sporidien des einen Geschlechtes (A) von einer Spezialform (Wirt z.B. *Melandrium album*) mit Sporidien des anderen Geschlechtes (a) einer anderen Spezialform (Wirt z.B. *Silene saxifraga*) vermischt und Keimlinge beider Wirte mit dem Sporidiengemisch (in dem sehr bald Kopulationen nachweisbar sind) übergossen. Es zeigte sich, dass einer oder auch beide Wirte von dem Bastard befallen werden, und dass auch reife, keimungsfähige Brandsporen entstehen. Die Infektion ist also auch

[1]) Ueber die Bezeichnungen A, a, A_1 s. Seite 433.

möglich, wenn an der Zusammensetzung des diploiden (paarkernigen) Infektionsmyzels die zu der betreffenden Wirtspflanze gehörige Spezialform nur zur Hälfte, insbesondere nur mit einem Kern pro Kernpaar beteiligt ist.

Für die Ermittelung der Aufspaltung im Promyzel der Bastard-Brandsporen ergab sich nun folgender Weg: Es wurden zunächst zahlreiche Einsporidienkulturen (f_1) angelegt und durch Kombination mit Teststämmen das Geschlecht derselben festgestellt. Dann wurden Sporidien dieser Kulturen mit anderen, ihrer genotypischen Konstitution nach bekannten, entgegengesetzt geschlechtigen Sporidien von reinen Spezialformen vermischt und mit dem Gemisch die beiden Wirte infiziert. Ein Beispiel möge das klarmachen. Wir verfügen über Bastardbrandsporen von der Zusammensetzung sfr m Aa, gewonnen aus der Bastardierung sfr A × m a [1]). Wenn sfr und m einfache Gene sind, die in anderen Chromosomen lokalisiert sind als die Geschlechtsfaktoren A und a, dann haben wir in f_1 des Bastards die folgenden 4 Sporidiensorten zu erwarten:

1) sfr A, 2) sfr a, 3) m A, 4) m a

Von den isolierten Einsporidienkulturen lässt sich wohl das Geschlecht bestimmen, man kann ihnen aber nicht ansehen, ob sie sfr- oder m-Charakter haben oder vielleicht ein Gemisch von beiden, was vorkommen müsste, wenn die beiden Spezialformen sich durch mehrere, unabhängig spaltende Gene unterscheiden würden. Hierüber kann der Rückkreuzungsversuch Aufschluss geben. Wir mischen z.B. eine beliebige Einsporidienkultur (I) der f_1-Bastardgeneration, deren Geschlecht wir als A festgestellt haben, mit m a-Sporidien und infizieren mit dem Gemisch *Melandrium album*. Der m a-Gehalt der Kombination lässt Infektion erwarten, die auch eintrat. Dieselbe Einsporidienkultur wird nun mit sfr a kombiniert. Auch jetzt lässt sich *Melandrium* infizieren. Das beweisst, dass die Ausgangskultur (I) nicht ein reiner sfr-Stamm sein konnte, da dann die Infektion von *Melandrium* im zweiten Falle nicht möglich gewesen wäre. Entsprechende Infektionsversuche mit *Silene saxifraga* ergaben folgendes:

[1]) Mit sfr sind die Sporidien der auf *Silene saxifraga* auftretenden Spezialform bezeichnet. A und a bezeichnen die beiden Geschlechter. Die Brandsporen dieser Form haben also die Formel sfr sfr A a; m ist die Bezeichnung für die auf *Melandrium album* vorkommenden Spezialform; deren Brandspore ist also m m A a, bei der Spaltung erhalten wir m A und m a.

I + m a : keine Infektion
I + sfr a: Infektion

I scheint also = m A zu sein. Ob es freilich reines m A ist oder von m — was ja möglich wäre — nur einen gewissen Teil enthält, der vielleicht ausreichen könnte, um in der Kombination mit sfr a auf *Melandrium* Infektion hervorzurufen, ist damit noch nicht sichergestellt. Hier kommt uns nun das Keimungsbild der Brandsporen zu Hilfe. GOLDSCHMIDT hat festgestellt, dass Bastardbrandsporen anders keimen als Brandsporen reiner Spezialformen. Die Promyzelien sind im Durchschnitt erheblich grösser, es liegt also ein Luxurieren vor, das im Einzelfall zu entscheiden gestattet, ob das Promyzel von einer reinen Spezialform oder von einem Bastard stammt. In dem soeben als Beispiel herangezogenen Versuch zeigt sich nun, dass die auf *Melandrium* entstandenen Brandsporen von I + m a ganz den Keimungstypus der reinen Spezialform *Ust. violacea* f. *Melandrii* aufwiesen, alle anderen den eines Bastards [1]). Somit ist sehr wahrscheinlich, dass I reines mA ist.

Eine weitere Versuchsreihe mit einer anderen Einsporidienkultur (II; Geschlecht a), die mit m A kombiniert wurde, ergab folgendes:

II + m A auf *Melandrium*: Infektion, Brandsporenkeimung nach dem Bastardtypus.
II + m A auf *Silene saxifraga*: Infektion, Brandsporenkeimung nach dem Bastardtypus.
II + sfr A auf *Melandrium*: keine Infektion.
II + sfr A auf *Silene saxifraga*: Infektion nach dem Normaltypus.

Sonach ist II höchstwahrscheinlich = sfr a.

Aus dem sehr umfangreichen Material, das GOLDSCHMIDT beigebracht hat, können wir — wenn auch vielleicht noch nicht mit absoluter Sicherheit, so doch mit grösster Wahrscheinlichkeit — den Schluss ableiten, dass die einzelnen Spezialformen der *Ustilago violacea* jeweils in einem Faktor genotypisch verschieden, und dass diese Faktoren allelomorph sind. Es liegt also zugleich multipler Allelomorphismus [2]) vor.

[1]) Eine Komplikation, die sog. „wilde" Keimung, die die Deutung zunächst erschwerte, wird erst im Schlusskapital (S 467) behandelt werden.

[2]) Zur Entscheidung der Frage, ob die Annahme, dass der multiple Allelomorphismus auf quantitativen Abstufungen der Gene beruht, allgemei-

So hat sich also gezeigt, dass, gleichwie die Immunität oder Empfänglichkeit verschiedener Rassen einer Wirtspflanze gegenüber ein und demselben Pilz auf genotypischen Verschiedenheiten beruhen kann, auch beim Pilz genotypisch verschiedene Sippen existieren, die sich durch das physiologische Merkmal der Fähigkeit, diesen oder jenen Wirt zu befallen, unterscheiden. Wir kennen heute physiologische Rassen dieser oder ähnlicher Art in grosser Zahl, bei Ustilagineen sowohl wie bei Uredineen und Ascomyzeten, und verfügen auch in vielen Fällen über die Voraussetzungen, die eine genetische Analyse ermöglichen. Es ist also zu hoffen, dass sich binnen Kurzem unsere Kenntnisse in dieser Richtung erheblich erweitern werden.

In einer anderen Richtung bewegen sich die Versuche von DICKINSON (1928) mit *Ustilago levis*. In Einsporidienkulturen des Pilzes fand DICKINSON ausser der Geschlechtsverschiedenheit (A a) auch deutliche Unterschiede in der Färbung und Wuchsform. Einige Kulturen waren braun (B), andere blassgelb (b) gefärbt. Das Zentrum der Kolonien auf Agar war entweder runzelig (C) oder niedergedrückt (c); schliesslich traten, namentlich in schwach alkalischem Medium, deutliche Differenzen in der Wachstumsgeschwindigkeit auf, die wir hier einmal beiseite lassen wollen. DICKINSON hat von 5 Promyzelien (I—V) die Primärsporidien abgenommen und bei den jeweils 4 daraus aufgezogenen Einsporidienkulturen (1—4) der f_1-Generation folgendes Verhalten festgestellt:

		Geschlecht	Farbe	Kolonieform
I.	1)	A	b	c
	2)	a	b	C
	3)	A	B	C
	4)	a	B	C
II.	1)	A	b	c
	2)	a	B	C
	3)	a	B	C
	4)	A	b	c

ne Gültigkeit beanspruchen darf, wird das nähere genetische Studium der Spezialformen vielleicht einmal wichtige Beiträge liefern können. Vorläufig scheinen die Resultate mit der Annahme qualitativer Verschiedenheiten mindestens ebensogut vereinbar zu sein.

		Geschlecht	Farbe	Kolonieform
III.	1)	A	g [1])	c
	2)	a	g	c
	3)	a	g	c
	4)	A	g	c
IV.	1)	A	B	C
	2)	A	b	c
	3)	a	b	C
	4)	a	B	c
V.	1)	A	b	c
	2)	a	B	c
	3)	A	b	c
	4)	a	B	C

Es wäre äusserst wichtig, wenn sich feststellen, liesse, dass alle diese Eigenschaften auf Genen beruhen. In IV würden wir dann einen Fall vor uns haben, in dem die 4 haploiden Genotypen sich n i c h t zu zwei komplementären Paaren (s. S. 451) ordnen. Nach früheren Erörterungen (S. 452) und in Anbetracht des zytologischen Verhaltens müsste hier die Trennung von A und a im ersten, die von den übrigen Faktorenpaaren im zweiten Teilungsschritt der Reifeteilungen erfolgt sein. Dass (wie bei III) alle 4 Einsporidienkolonien gelb und im Zentrum niedergedrückt waren, würde sich einfach aus Homozygotie in diesen Faktoren erklären. Dagegen erweckt das Vorkommen von 3 C und einem c bei I und von 3 c und einem C bei V Zweifel an der Möglichkeit einer mendelistischen Erklärung. Wenn es sich auch hier um eine genotypische Erscheinung handelt, so müssten wohl vor oder während der Reduktionsteilung Aenderungen von Genen (Umschläge von einem Allelomorphen ins andere) aufgetreten sein. Solche Fälle könnten geeignet sein, die Richtigkeit von WINKLER's Konversionshypothese unmittelbar zu prüfen. Es wäre in dessen weit übers Ziel geschossen, aus dem vorläufig sehr spärlichen Tatsachen material schon jetzt weittragende Schlüsse zu ziehen.

Das Vorkommen von Varianten in der Färbung und Wachstums-

[1]) Der Farbton war hier offenbar dunkler gelb. DICKINSON nennt b cream, g yellow.

weise der Sporidienkulturen scheint übrigens bei Ustilagineen ziemlich verbreitet zu sein. Um nur noch ein Beispiel zu nennen, sei auf die eingehenden Untersuchungen von CHRISTENSEN und STAKMAN (1926) verwiesen, die mehrere dieser Varianten in Reinkulturen von *Ustilago Maydis* auftreten sahen. Eine Erbanalyse liegt hiervon noch nicht vor.

B. PLASMATISCHE VERERBUNG

Für den Nachweis, dass das Plasma auf die Gestaltung eines Organismus massgebenden Einfluss hat, bieten sich vor allem dann Aussichten, wenn die beiden Gameten mit ihrem Plasma an der Zusammensetzung der Zygote in ungleichem Masse beteiligt sind. Bei Verschiedenheiten der Gametenplasmen ist dann zu erwarten, dass reziproke Bastarde ungleich ausfallen. Ein zweiter Weg der Untersuchung ist im Merogonieversuch gegeben: Einlagerung eines Kerns in art- oder rassenfremdes Plasma oder in ein Gemisch zweier Plasmen, von denen eines verschieden ist von dem Gametenplasma des vorhandenen Kerns.

In den oben besprochenen Bastardierungsversuchen V. GOLDSCHMIDT's (1928) mit Spezialformen des Antherenbrands traten bei einigen Bastardbrandsporen Keimungsbilder auf, die völlig von dem, was wir sonst von der Keimung von Ustilagosporen kennen, abweichen. Während die Brandsporen beider Elternformen (P-Generation) ganz normale Keimung zeigten (vierzelliges Promyzel, dessen einzelne Zellen Sporidien abgliedern), war die Keimung eines grossen Teils der Bastardbrandsporen (F_1) völlig regellos: Bildung mehr oder weniger langer, verzweigter Ketten von verschieden langen Zellen, die teils der Kugel- oder Eiform genähert sind, teils Schläuche von z.T. sehr grossen Ausmassen bilden. Die eine Komponente der Bastardsporen, die diese „wilden" Keimungen zeigten, war immer sfr A[1]); sie traten z.B. in dem Bastard sfr A × m a auf. Der reziproke Bastard sfra × mA keimte immer regelmässig. Die haploiden sfr A-Sporidien zeigten nun eine Eigentümlichkeit, die sie von anderen unterschied: sie hatten (in Reinkultur) starke Neigung zur Bildung von Keimschläuchen, vermehrten sich also nicht ausschliesslich durch Spros-

[1]) Ueber die Bezeichnung vergl. S. 463.

sung, wie das sonst üblich ist. Mit dieser Eigenschaft hängt offenbar die wilde Keimung zusammen, denn GOLDSCHMIDT gewann aus gewissen Infektionen der *Silene saxifraga* mit der reinen Spezialform (sfr sfr A a) sfr A-Sporidien, die keine Keimschläuche trieben und stellte fest, dass die wilden Keimungen ausblieben, wenn d i e s e sfra A-Sporidien in Kombination mit anderen zur Infektion benutzt wurden. Es wäre danach zu fordern, dass die wilde Keimung auch auf *Silene saxifraga* auftreten müsste, wenn sie mit der reinen Spezialform (sfr sfr A a) infiziert würde, deren sfr A-Komponente die Auskeimung zeigt. Das war auch tatsächlich der Fall, allerdings nur bei einem T e i l der Versuche. Gerade dieser letztere Umstand ist es nun, der die Zurückführung der „wilden" Keimungen auf plasmatische Wirkungen nahegelegt. Auch bei den Bastardsporen trat die „wilde" Keimung durchaus nicht immer da auf, wo sie auf Grund des Vorhandenseins von sfr A (auskeimend) als Komponente zu erwarten gewesen wäre. Es zeigte sich z.B. folgendes merkwürdige Verhalten: Infektionen mit sfr A × ma ergaben auf einer Wirtspflanze „wilde", auf einem anderen Wirt der gleichen Art normale Keimungen. Genetisch war das Infektionsmaterial in beiden Fällen völlig übereinstimmend, da sfr A und ma auf Isolierungen je eines Sporidiums zurückgingen. Auch ein Einfluss etwaiger verschiedener Wirtsrassen ist kaum anzunehmen, da die Erscheinung sowohl bei Infektion von *Silene saxifraga* wie von *Melandrium album* beobachtet wurde. So dürfte die Erklärung in einer verschiedenen Mischung von (abnormem) sfr A-Plasma mit (normalem) m a-Plasma zu suchen sein, die bereits bei der Sporidienkopulation eintritt. Wiegt sfr A-Plasma vor oder überschreitet es eine bestimmte Menge im Verhältnis zum m a-Plasma, so ist die Keimung wild, im anderen Falle normal.

Die Versuche HARDER's (1927) an *Pholiota mutabilis* geben zu ähnlichen Betrachtungen Anlass. Unter zahlreichen Isolierungen von Haplomyzelien von Fruchtkörpern verschiedener Herkunft traten zwei scharf unterscheidbare Wachstumstypen auf. Auf Agar-Platten kultiviert, bildeten die Myzelien des einen (normalen) Typus (A) sich gleichmässig ausbreitende, schneeweisse, infolge des Auftretens dicker, senkrecht emporwachsender Lufthyphen homogen-wattige Decken, die des anderen (B) zeigten strangförmige Verbindungen von Hyphen und unregelmässige Ausbreitung, sie wuchsen weniger dicht und zeigten nur schwach entwickeltes Luftmyzel. Bastardierung von

A mit B ergab ein Paarkernmyzel mit typischer Schnallenbildung, das seiner äusseren Erscheinungsform nach ein Mittelding zwischen A und B war [1]).

Der Vorgang der Kopulation zweier geschlechtverschiedener Haplomyzelien ist zwar bei *Pholiota mutabilis* noch nicht bekannt; es dürfte sich aber wie bei anderen Hymenomyzeten um Hyphenfusionen handeln, bei denen Kerne und Plasmen beiderlei Komponenten zusammenkommen. Da während der Schnallenbildung die subapikalen Zellen zeitweise einkernig sind (von den 4 Kernen der beiden, für die beiden Endzellen bestimmten Kernpaare liegen 2 in der Apikal zelle, einer in der noch unverschmolzenen Schnallenanlage, der vierte in der subapikalen Zelle) [2]), bot sich eine Möglichkeit, auf operativem Wege diese einkernigen Zellen zu isolieren und zur Myzelregeneration zu bringen. Diese Regenerate waren durchgehends haploid, enthielten also pro Zelle nur einen Kern, der aber nicht in „kerneigenem" Plasma eingebettet war, sondern in einem Gemisch der beiden Plasmen von A und B. Wenn nun die verschiedene Wachstumsweise der A- und B-Myzelien auf plasmatischer Wirkung beruht, so war zu erwarten, dass sich das an der Beschaffenheit der biprotoplasmatischen Regenerate zeigen würde. Tatsächlich verhielten sich diese Regenerate trotz genotypisch identischer Kerne (alle 7 operativ gewonnenen Haplomyzelien der *Pholiota* enthielten A-Kerne [3])) in ihrer Wachstumsweise recht verschieden. Zunächst hatten sie allerdings alle grosse Aehnlichkeit mit dem Diplomyzel, aus dem sie operativ gewonnen waren, bei häufigem Ueberimpfen verlor sich aber diese, wohl als Nachwirkung zu deutende Eigenschaft immer mehr, und schliesslich nahm jedes Myzel einen konstanten Habitus an, der bei einigen sich demjenigen von A, bei einem dem von B näherte, bei einem weiteren beiderlei Merkmale in sich vereinigte. Da die Kerne für diese Verschiedenheiten nicht verantwortlich gemacht werden können, müssen plasmatische Einflüsse vorliegen. Die grössere Aehnlichkeit mit dem einen oder dem anderen Elter wird von HARDER gewiss mit

[1]) Es als intermediären Bastard zu bezeichnen, ist nicht ohne weiteres erlaubt, weil Diplomyzelien, die durch Kombination zweier Haplonten vom A-Typus gewonnen waren, ganz ähnlichen Habitus hatten (s. HARDER 1927, 369).

[2]) Auf die Einzelheiten der Entwicklung der Hymenomyzeten kann hier nicht eingegangen werden. Man vergleiche KNIEP 1915; 1928, 390.

[3]) Die Indentität wurde aus dem Geschlechtscharakter durch Kombination mit Teststämmen festgestellt.

Recht auf ein verschiedenes Mischungsverhältnis der beiden Plasmen zurückgeführt.

Der Diplont AB liess sich nun auch zur Fruchtkörperbildung bringen. Das Spaltungsbild (Beschaffenheit der isolierten f_1-Haplonten) war sehr verworren und könnte nur bei Annahme einer grösseren Zahl von Faktoren auf mendelistischer Basis gedeutet werden. Die Regenerationsversuche machen es wahrscheinlich, dass auch hier verschiedene Mischungsverhältnisse der beiden Plasmen die Ursache der Formenmannigfaltigkeit gewesen sind.

LITERATUR

Ashby, S. F., 1922. Oospores in cultures of *Phytophthora Faberi*. Kew Bull. Misc. Inform. 257—262.

Ashby, S. F., 1929. Strains and taxonomy of *Phytophthora palmivora* Butler (*P. Faberi* Maubl.). Transact. Brit. Mycol. Soc. **14**, 18—38.

Bauch, R., 1922. Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea*. Biol. Zentralbl. **42**, 5—33.

Bauch, R., 1923. Über *Ustilago longissima* und ihre Varietät *macrospora*. Zeitschr. f. Bot. **15**, 241—279.

Bauch, R., 1925. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Sexualphysiologie der *Ustilago bromivora* und *Ust. grandis*. Ebenda **17**, 129—177.

Bauch, R., 1926. Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten I. Ebenda **18**, 337—387.

Bauch, R., 1927. Rassenunterschiede und sekundäre Geschlechtsmerkmale beim Antherenbrand. Biol. Zentralbl. **17**, 370—383.

Bělař, K., 1928. Die zytologischen Grundlagen der Vererbung in: Handb. d. Vererbungswissensch. Bd. I. B, 412 S.

Blakeslee, A. F., 1904. Sexual reproduction in the *Mucorineae*. Proceed. Amer. Acad. Arts and Sci. **40**, 205—319.

Blakeslee, A. F., 1906. Zygospore germinations in the *Mucorineae*. Ann. Mycol. **4**, 1—28.

Blakeslee, A. F., 1907. Heterothallism in bread mold, *Rhizopus nigricans*. Bot. Gaz. **43**, 415—418.

Blakeslee, A. F., 1915. Sexual reactions between hermaphroditic and dioecious Mucors. Biol. Bull. **29**, 87—102.

Blakeslee, A. F., 1920. Mutations in Mucors. Journ. of Heredity. **11**, 278—284.

Blakeslee, A. F., I. L. Cartledge and D. S. Welch, 1921. Sexual dimorphism in *Cunninghamella*. Bot. Gaz. 72, 185—219.

Blochwitz, A., 1923. Eine allgemeine Ursache spontaner Verlustmutation bei Schimmelpilzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. **41**, 205—208.

Boss, G., 1927. Beiträge zur Zytologie der Ustilagineen. Planta **3**, 597—627.

Brierley, W. B., 1920. On a form of *Botrytis cinerea* with colourless sclerotia. Phil. Transact. Roy. Soc. Ser. B, **210**, 83—114.

Brunswik, H., 1924. Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse der Hymenomycetengattung *Coprinus*. Botan. Abhandl. herausgeg. v. Goebel. Heft 5. 152 S.

Brunswik, H., 1926. Die Reduktionsteilung bei den Basidiomyceten. Zeitschr. f. Bot. **18**, 481—498.

Burgeff, H., 1912. Über Sexualität, Variabilität und Vererbung bei *Phycomyces nitens*. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **30**, 679—685.

Burgeff, H., 1914. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens*. I. Flora **107**, 259—316.

Burgeff, H., 1915. Dasselbe. II. Ebenda, **108**, 353—448.

Burgeff, H., 1924. Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen. I. Botan. Abhandl. herausgeg. v. Goebel. Heft 4. 135 S.

Burgeff, H., 1925. Über Arten und Artkreuzung in der Gattung *Phycomyces*. Flora **118**, 40—46.

Burgeff, H., 1928. Variabilität, Vererbung und Mutation bei *Phycomyces blakesleeanus*. Ztschr. f. ind. Abst.-lehre **49**, 26—94.

Burger, O. F., 1921. Variation in *Colletotrichum gloeosporioides*. Journ. Agric. Res. **20**, 723—736.

Cayley, D. M., 1923. The phenomenon of mutual aversion between monospore mycelia of the same fungus (*Diaporthe perniciosa* March.). With a discussion of sex-heterothallism in Fungi. Journ. of Genetics **13**, 353—370.

Chodat, F., 1926. Récherches expérimentales sur la mutation chez les champignons. Bull. Soc. Bot. Genève. Ser. 2. **18**, 41—144.

Christensen, J. J. and E. C. Stakman, 1926. Physiologic specialization and mutation in *Ustilago Zeae*. Phytophathology **16**, 979—999.

Claussen, P., 1921. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über den Erreger der als „Kalkbrut" bezeichneten Krankheit der Bienen. Arb. d. biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtsch. **10**, 467—521.

Correns, C., 1913. Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Handwörterb. d. Naturwiss. **4**, 975—989.

Couch, J. N., 1926. Heterothallism in *Dictyuchus*, a genus of watermoulds. Ann. of Botany. **40**, 849—881.

Craigie, J. H., 1927. I. Experiments on Sex in Rust Fungi, Nature, 4 S.

Craigie, J. H., 1927. II. Discovery of the function of the Pycnia of the Rust Fungi. Ebenda 7 S.

Craigie, J. H., 1928. On the occurrence of Pycnia and Aecia in certain Rust Fungi. Phytopathology **18**, 1005—1015.

Dade, H. A., 1928. *Ceratostomella paradoxa*, the perfect stage of *Thielaviopsis paradoxa*. Transact. Brit. Mycol. Soc. **13**, 184—194.

Demerec, M., 1929. Mutable genes in *Drosophila virilis*. Proc. Intern. Cngr. Plant Sci **1**, 943—946.

Derx, H. F., 1926. Heterothallism in the genus *Penicillium*. Ebenda **11**, 108—112.

Dickinson, S., 1927. Experiments on the physiology and genetics of the Smut Fungi. — Seedling infection. Proc. Roy. Soc. London. B. **102**, 174—176.

Dickinson, S., 1928. Experiments etc. — Cultural characters. I. Their permanence and segregation. Ebenda **103**, 546—555.

Dodge, B. O., 1920. The life history of *Ascobolus magnificus*. Origin of the ascocarp from two strains. Mycologia **12**, 115—134.

Dodge, B. O., 1927. Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the Ascomycete *Neurospora*. Journ. Agric. Res. **35**, 289—305.

Dodge, B. O., 1928. Production of fertile hybrids in the Ascomycete *Neurospora*. Ebenda **36**, 1—14.

Dunn, Grace A., 1921. A comparative study of the two races of *Rhizopus nigricans*. Physiol. Researches, Baltimore **2**, 301—339.

Edgerton, G. W., 1914. Plus and minus strains in the genus *Glomerella*. Amer. Journ. of Bot. **1**, 244—254.

Faull, I. H., 1912. The cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. Gyrinidarum*. Ann. of Bot. **26**, 325—356.

Funke, G. L., 1924. Die Isolierung von Basidiosporen mit dem Micromanipulator. Zeitschr. f. Bot. **16**, 619—623.

Gadd, C. H., 1924. *Phytophthora Faberi* Maubl.. Ann. R. Bot. Gard. Peradenya **9**, 47—89.

Gadd, C. H., 1927. The relationship between the *Phytophthorae* associated with bud-rot disease of Palms. Ann. of Bot. **41**, 253—280.

Gäumann, E., 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena, 626 S.

Gilmore, K. A., 1926. Culture studies in *Psilocybe coprophila*. Bot. Gaz. **81**, 419—433.

Goldschmidt, V., 1928. Vererbungsversuche mit den biolog. Arten des Antherenbrandes. Ein Beitr. zur Frage der parasitären Spezialisierung. Zeitschr. f. Botanik **21**, 1—90.

Haenicke, A., 1916. Vererbungsphysiologische Versuche an Arten von *Penicillium* und *Aspergillus*. Zeitschr. f. Botanik **8**, 225—343.

Hanna, W. F., 1925. The problem of Sex in *Coprinus lagopus*. Ann. of Bot. **39**, 431—457.

Harder, R., 1927. Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Übertragung von Eigenschaften. Zeitschr. f. Botanik **19**, 337—407.

Harper, R. A., 1899. Nuclear phenomena in certain stages in the development of the Smuts. Transact. Wiscons. Acad. Sci. Arts Lettr. **12**, 475—498.

Hartmann, M., 1918. Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. Ztschr. f. ind. Abst.-lehre **20**, 1—26.

Hartmann, M., 1929. Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. Handb. d. Vererbungswiss. Bd II E. 115 S.

Kämmerling, H., 1929. Über Geschlechtsverteilung und Bastardierung von *Ustilago longissima* und ihrer Varietät *macrospora*. Zeitschr. f. Botanik **22**.

KNIEP, H., 1913. Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyzeten I. II. Zeitschr. f. Botanik **5**, 593—637.

KNIEP, H., 1915. Dasselbe III. Ebenda **7**, 369—398.

KNIEP, H., 1919. Untersuchungen über den Antherenbrand. Ebenda **11**, 257—284.

KNIEP, H., 1920. Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg **46**, 1—18.

KNIEP, H., 1922. Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Ebenda **47**, 1—28.

KNIEP, H., 1923. Über erbliche Aenderungen von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen. Ztschr. f. ind. Abst.-lehre **31**, 170—183.

KNIEP, H., 1926. Über Artkreuzungen bei Brandpilzen. Zeitschr. f. Pilzkunde N. F. **5**, 217—247.

KNIEP, H., 1928. Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena (G. Fischer). 544 S.

KORPATSCHEWSKA, I., 1909. Sur le dimorphisme physiologique de quelques Mucorinées. Bull. Soc. Bot. Genève 2. Ser. **1**, 317—352.

KÜHNER, R., 1926. Contribution à l'étude des Hymenomycètes et spécialement des Agaricacées. Le Botaniste **17**, 1—215.

LAIBACH, F., 1928. Über Zellfusionen bei Pilzen. Planta **5**, 340—359.

LENDNER, A., 1908. Les Mucorinées de la Suisse. Mat. pour la flore cryptog. Suisse III, 1. Bern. 180 S.

LEVINE, M., 1913. Studies in the cytology of *Hymenomycetes*, especially of *Boleti*. Bull. Torrey. Bot. Club **40**, 137—181.

MAIRE, R., 1902. Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèse. Paris. 209 S.

MCCORMICK, H. A., 1911. Homothallic conjugation in *Rhizopus*. Bot. Gaz. **51**, 229—230.

MOREAU, F., 1913. Recherches sur la reproduction des Mucorinées et quelques autres Thallophytes. Thèse. Paris. 136 S.

MOUNCE, IRENE, 1922. Homothallism and heterothallism in the genus *Coprinus*. Transact. Brit. Mycol. Soc. **7**, 256—269.

MOUNCE, IRENE, 1926. A preleminary note on *Fomes pinicola* CKE. and *Pholiota adiposa* FR. — two heterothallic species. Phytopathology **16**, 757—758.

MOUNCE, IRENE, 1929. Studies in forest pathology. II. The biology of *Fomes pinicola* (Sw.) COOKE. Dominion of Canada, Dep. of Agric. Bull. No. 111. 75 S. (10 Taf.).

MURPHY, P. A., 1918. The morphology and cytology of the sexual organs of *Phytophthora erythroseptica* Pethybr. Ann. of Bot. **32**, 115—153.

NAMYSLOWSKI, B., 1906. *Rhizopus nigricans* et les conditions de la formation de ses zygospores. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau Math.-naturw. Kl. Jahrg. 1906, 676—692.

NEWTON, D. E., 1926. I. The bisexuality of individual strains of *Coprinus Rostrupianus*. Ann. of Bot. **40**, 105—128.

NEWTON, D. E., 1926. II. The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of *Coprinus lagopus*, Ebenda **40**, 891—917.

Orban, G., 1919. Untersuchungen über die Sexualität von *Phycomyces nitens*. Beih. Bot. Centralbl. I. **36**, 1—59.

Pillay, T. P., 1923. Zur Entwicklungsgeschichte von *Sphaerobolus stellatus* Tode. Jahrb. d. Philos. Fak. II d. Univ. Bern. **3**, 197—219.

Pringsheim, H., 1910. Die Variabilität der niederen Organismen. Berlin. 1910. 216 S.

Rawitscher, F., 1922. Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen II. Zeitschr. f. Botanik **14**, 273—296.

Satina, S., and A. F. Blakeslee, 1925. Studies on biochemical differences between (+) and (—) sexes in Mucors. Proc. Nat. Acad. Sci. **11**, 582—534.

Satina, S., and A. F. Blakeslee, 1926. Dasselbe II. Ebenda **12**, 191—196.

Satina, S., and A. F. Blakeslee, 1927. Further studies on biochemical differences between sexes in plants. Ebenda **13**, 115—122.

Schiemann, E., 1912. Mutationen bei *Aspergillus niger* Van Tiegh. Zeitschr. f. ind. Abst.-lehre. **8**, 1—35.

Schopfer, W. H., 1928. Recherches sur la sexualité des champignons. Bull. Soc. Bot. Genève. 2 Ser. **20**, 149—323.

Shear, C. L., and B. O. Dodge, 1927. Life histories and heterothallism of the bread-mold fungi of *Monilia sitophila* group. Journ. Agr. Res. **34**, 1019—1042.

Stakman, E. C. and J. J. Christensen, 1927. Heterothallism in *Ustilago Zeae*. Phytopathology **17**, 827—834.

Stevens, F. L., 1922. The *Helminthosporium* Foot-rot of wheat with observations on the morphology of *Helminthosporium* and on the occurrence of saltation in the genus. Bull. of State Illinois **14**, Art. 5.

Thaxter, R., 1896—1926. Contribution towards a Monograph of the *Laboulbeniaceae* I—IV. Mem. Amer. Acad. Arts and Sci. **12**, **13**, **14**.

Vandendries, R., 1923. Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. Mém. Acad. Belg. Cl. d. Sci. 2. Ser. **5**, 98 S.

Vandendries, R., 1924 I. Recherches expérimentales sur la bipolarité sexuelle des Basidiomycètes. Bull. Soc. roy. bot. Belg. **57**, 4 S.

Vandendries, R., 1924 II. Contributions nouvelles à l'étude de la sexualité des Basidiomycètes. La Cellule **35**, 129—155.

Vandendries, R., 1925 I. L'hétéro-homothallisme dans le genre *Coprinus*. Bull. Soc. roy. bot. Belg. **57**, 8 S.

Vandendries, R., 1925 II. Les mutations sexuelles des Basidiomycètes. Ebenda **58**, 10 S.

Vandendries, R., 1927 I. Les mutations sexuelles, l'hétéro-homothallisme et la stérilité entre races géographiques de *Coprinus micaceus*. Mém. Acad. Belg. Cl. d. Sci. 8°. **9**, 50 S.

Vandendries, R., 1927 II. Nouvelles recherches expérimentales sur le comportement sexuel de *Coprinus micaceus*. Ebenda 4°. 2. Ser. **9**, 128 S.

Vandendries, R., 1929. Comment résoudre le problème sexuel du Coprin micacé? Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. **61**, 123—135.

Walker, L. B., 1927. Development and mechanism of discharge in *Sphaerobolus*

iowensis and *S. stellatus* Tode. Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc. **42**, 151—178.

Wieben, M., 1927. Infektion, Myzelüberwinterung und Kopulation bei *Exoasceen*. Forschungen a. d. Geb. d. Pflanzenkrankh., herausgeg. v. Schaffnit. **3**, 139—176.

Wilcox, M. S., 1928. The sexuality and arrangement of the spores in the ascus of *Neurospora sitophila*. Mycologia **20**, 3—17.

Wineland, G. O., 1924. An ascigerous stage and synonomy of *Fusarium moniliforme*. Journ. Agr. Res. **28**, 909—922.

Winkler, H., 1927. Zur Theorie der Crossing-over-Erscheinungen. Zeitschr. f. ind. Abst.-lehre **46**, 18—19.

Wisniewsky, 1909. Einfluss äusserer Bedingungen auf die Fruchtform bei *Zygorhynchus Moelleri* Vuill. Bull. intern. Acad. Sci. Cracovie (1908) **7**, 656—682.

Zattler, Fr., 1924. Vererbungsstudien an Hutpilzen. Zeitschr. f. Botanik **16**, 433—499.

Zillig, H., 1921. Über spezialisierte Formen beim Antherenbrand, *Ustilago violacea* (Pers.) Fuck. Centralbl. f. Bakt. II. **53**, 33—74.

REGISTER

Absidia 378.
Achlya prolifera 379; *racemosa* 379.
Affinität, sexuelle, bei Hymenomyzeten 410.
Aleurodiscus polygonius 401, 404, 405, 407, 410.
Aphanomyces laevis 379.
Armillaria mucida 400.
Ascobolus carbonarius 397, 398.
— *magnificus* 397, 398.
— *vinosus* 379.
Ascomycetes 385, 455.
Ashby 383, 385, **470**.
Auslese 420.

Basidiomycetes 399.
Bauch 373, 400, 430, 432, 433, **470**.
Bastarde von Ascomyzeten 456.
— Hymenomyzeten 426.
— Mucoraceen 438 ff.
— Ustilagineen 432 ff., 461 ff., 467.
Bělař 447, **470**.
Betts 398.
Blackman 434.
Blakeslee 373, 374, 376, 377, 378, **470**.
Blochwitz 373, **470**.
Boletus 410.
Boss 429, **471**.
Brefeld 428.
Brierley 373, **471**.
Brunswik 400, 401, 405, 407, 410, 412, 414, 423, 426, 427, 458, 460, **471**.
Burgeff 374, 375, 376, 378, 435, 437, 438, 439, 442, 444, 445, 446, 447, 448, 451, 453, 454, **471**.
Burger 373, **471**.

Camarophyllus virgineus 400.
Cayley 457, **471**.
Ceratostomella paradoxa 390.
Chlamydobotrys gracilis 379.
Chodat, F., 373, **471**.
Christensen, J. J., 373, 429, 467, **471**.
Christman 434.
Chromosomale Vererbung 373 ff.
Cintractia Montagnei 431, 432.
Claussen 385, 396, **471**.
Cocconeis 377.
Collybia tuberosa 400.
— *velutipes* 400, 405, 407, 415, 418, 422, 457.
Coprinus clavatus 402.
— *comatus* 401, 402.
— *curtus* 400.
— *deliquescens* 402.
— *ephemerus* 400, 402, 458, 460.
— *fimetarius* 400, 405, 407, 410. 412, 414 426, 428, 460.
— *Friesii* 400, 401, 402, 461.
— *lagopus* 410.
— *micaceus* 415, 422, 423, 424, 425.
— *niveus* 400.
— *picaceus* 382, 412.
— *radians* 402, 414, 415, 422.
— *rostrupianus* 402, 414, 415, 422.
— *sterquilinus* 379, 397.
— *velaris* 402.
Correns 389, 397, **471**.
Couch 379, 380, 382, **471**.
Craigie 434, 435, 436, **471**.
Cystoseira 378.

Dade 390, **471**.
Demerec 455, **471**.
Derx 386, **471**.
Diapothe perniciosa 379, 457.
Dickinson 429, 431, 447, 461, 465, 466, **472**.
Dictyuchus monosporus 379 ff.
Dikaryophyt der Basidiomyzeten 399.
Dikrate Keimsporangien 439.
Dioicomyces 398.
Dodge 386, 390, 393, 394, 395, 396, 397, 456, **472**.
Dominanz bei *Coprinus* 461.
— *Neurospora* 456.
— *Phycomyces* 453.
— *Schizophyllum* 460.

Dunn 378, **472**.
Durchbrechungskopulationen 382, 412.

Edgerton 385, 388, 389, **472**.
Endophyllum Euphorbiae silvaticae f. *uninucleata* 435.
Eudorina 378.
Exoascales 387.

Faul 398, **472**.
Funke 408, **472**.

Gadd 383, 384, **472**.
Gäumann 435, **472**.
Genmutationen 414 *ff*.
Geographische Rassen bei Hymenomyzeten 412, 414.
Geschlechtertrennung bei Mucorineen 375.
Geschlechtsdifferenzierung, physiologische 400.
Geschlechtsvererbung 373 ff.
Gibberella moniliformis 389.
Gilmore 402, **472**.
Glomerella 385, 388.
Glyceria plicata 462.
Goldschmidt, V. 373, 428, 462, 464, 467, **472**.
Gonium pectorale 397.
Gymnosporangium 435.

Haenicke 373, **472**.
Halidrys 378.
Hanna 400, 407, 408, 410, **472**.
Haploide Fruchtkörper bei Hymenomyzeten 399.
Harder 423, 468, 469, 470, **472**.
Harper 379, **472**.
Hartmann, M. 397, **472**.
Hemiisodikrate Keimsporangien 439.
Heterodikrate Keimsporangien 439.
Heterothallie 397.
Himanthalia 378.
Homothallie 397.
Hygrophorus ceraceus 400.
— *conicus* 400.
— *constans* 400.
Hymenomycetes 400.
Hypholoma fasciculare 407.
Hypochnus terrestris 379, 399.

Interferenz 447, 448.
Isohaplont 376, 397, 440.
Isohaplontische Monöcie 397.

Kämmerling 433, 462, **472**.
Kniep 377, 397, 399, 400, 405, 412, 414, 420, 428, 430, 433, 435, 469, **473**.
Konstante Bastarde 404.
Komplementäre Haplonten 451.
Korpatschewska 378, **473**.
Kühner 400, **473**.

Laboulbeniales 398.
Laibach 429, **473**.
Lendner 377, **473**.
Levine 410, **473**.

Maire 400, **473**.
McCormick 377, **473**.
Melandrium album 462, 463, 464, 468.
Merogonie 467.
Miktohaplont 376, 393, 419, 437.
Miktohaplontische Monözie 397.
Monilia 391.
Monokrate Keimsporangien 439.
Moreau 379, **473**.
Mounce 402, **473**.
Mucor Mucedo 377, 446.
Mucoraceen 374.
Multiple Allelomorphe 402, 413, 433, 465.
Murphy 389, **473**.
Mutationen 373, 414.
— alternative 454.
— ambonative 454.
Mycosphaerella pinodes 379.

Namyslowski 377, **473**.
Neurospora 390, 456.
— *crassa* 390, 391.
— *sitophila* 390, 391, 392, 394, 456, 457.
— *tetrasperma* 393, 394, 395, 397, 456, 457.
Neutrale Myzelien bei *Phycomyces* 376.
Newton, D. E. 407, 408, 409, 410, 415, 422, **473**.
Nilsson-Ehle 457.

Orban 378, **474**.
Oudemansiella apalosarca 400.

Paarkernphase der Basidiomyzeten 399.
— der Uredinales 434, 435.
— der Ustilaginales 428.
Padina Pavonia 379.
Panaeolus campanulatus 400, 426.
— *fimicola* 426.
Pandorina 378.
Penicillium luteum 386.
Pericystis apis 385.
Pfeffer 372.
Pholiota adiposa 402.
— *mutabilis* 468, 469.
Phycomycetes 374, 436.

Phycomyces blakesleeanus 374, 377, 397, 435—444.
— mut. *arbusculus* 439, 440, 441, 443, 446.
— mut. *gracilis* 439, 440, 441, 443, 446.
— mut. *mucoroides* 439, 442.
— mut. *pallens* 440, 442, 443, 446, 447.
— mut. *piloboloides* 436, 437, 442.
Phycomyces nitens 374.
Phytophthora Faberi 382 ff.
PILLAY 399, **474**.
Plasmatische Vererbung 467 *ff.*
Polymerie 458.
Psilocybe coprophila 400, 402.
Puccinia coronata 435.
— *Graminis* 397, 435.
— *Helianthi* 397, 435.
— pringsheimiana 435.
Pyronema confluens 379, 396, 397.

RAWITSCHER 432, **474**.
Reduktionsteilung bei Hymenomyzeten 405 ff.
— Mucoraceen 374, 444, ff.
— *Neurospora* 391 ff.
— *Taphrina* 388.
— *Uredinales* 434.
— *Ustilaginales* 428.
Rhoicosphenia 377.

SAPPIN—TROUFFY 434.
Saprolegnia monoica 379, 396.
Saprolegniaceae 379.
Sargassum 378.
SATINA 378, **474**.
SCHIEMANN 373, **474**.
Schizophyllum commune 400, 401, 403, 404, 405, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 419, 421, 422, 426, 428, 459, 460.
SCHOPFER 378, **474**.
Scinaia 378.
Sekundäre Geschlechtscharaktere bei Mucorineen 378.
— Ustilagineen 432.
Selektive Befruchtung 403.
SHEAR 390, 474.
Silene saxifraga 462, 463, 464, 468.
Somatogamie 398.
Spaltung nach dem Viererschema 402, 415.
— Zweierschema 402, 415.
Spezialformen von *Ustilago violacea* 462.
Sphaerobolus stellatus 379, 399.
Spinellus 378.
Sporodinia 378, 379.
STAKMAN 373, 429, 467, **474**.
Stephanosphaera 379.
STEVENS 373, **474**.
Surirella 377.

Taphrina epiphylla 387.
Taphrina Klebahnii 387.
Tetradenanalyse bei Hymenomyzeten 405 ff.
— *Neurospora* 391 ff.
— *Phycomyces* 438, 448.
Tetrakrate Keimsporangien 438.
THAXTER 386, 398, **474**.
Thielaviopsis 390.
Trikrate Keimsporangien 439.
Typhula erythropus 400.

Uredinales 434.
Ursporen 374.
Ustilaginales 428, 461.
Ustilago Avenae 428, 433, 434, 461.
— *bromivora* 373, 430, 433, 434, 461.
— *grandis* 433, 434.
— *Hordei* 428, 429, 430, 431, 433, 434, 461.
— *Ischaemi* 429.
— *levis* 429, 431, 447, 461, 465.
— *longissima* 430, 433, 434, 462.
— var. *macrospora* 433, 434, 462.
— *Maydis* 429, 467.
— *nuda* 428, 430.
— *perennans* 433, 434.
— *Scabiosae* 428, 431.
— *violacea* 373, 428, 462, 464.
— f. *Danthideltoides* 429, 432.
— genotypische Verschiedenheit der Spezialformen 462 ff.

Valsa leucostoma 379.
VANDENDRIES 400, 414, 415, 422, 423, 425, 426, **474**.
Vaucheria hamata 379.
Viererschema 402.

WALKER, L. B. 399, **474**.
WIEBEN 387, 388, **475**.
WILCOX 390, 391, **475**.
WINELAND 389, **475**.
WINKLER, H. 446, 457, **475**.
WISNIEWSKY 389, **475**.

Zanardinia collaris 379.
Zweierschema 402.
ZATTLER 400, 405, 414, 418, 422, 426, 457, 458, 459, 460, **475**.
ZILLIG 462, **475**.
Zönogameten der Mucoraceen 374.
Zönozygoten 374.
Zygorrhynchus 378, 379.